Zur Morphologie, Biologie und Ökologie von Achaeta Affinis Nielsen und Christensen, 1959 (Annelida: Oligochaeta) unter Berücksichtigung begleitender Enchytraeiden-Arten

Manfred Matschek

München
1972

ZUR MORPHOLOGIE, BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE VON ACHAETA AFFINIS NIELSEN UND CHRISTENSEN, 1959 (ANNELIDA: OLIGOCHAETA) UNTER BERÜCKSICHTIGUNG BEGLEITENDER ENCHYTRAEIDEN-ARTEN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
an der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

Vorgelegt von
Manfred Matschek
aus München

1972

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Professor Dr.W.Schwenke
2. Berichterstatter: Professor Dr.K.-E.Rehfuess

Tag der mündlichen Prüfung: 26.6.1972

Inhaltsverzeichnis

		Seite
	Einleitung	1
1.	Stellung im System	3
2.	Verbreitung in Europa	6
3.	Äußerer Körperaufbau	8
3.1	Material und Methodik	8
3.2	Segmentierung	12
3.3	Färbung	13
3.4	Hautdrüsen	13
4.	Innerer Körperbau	15
4.1	Borstensäcke	15
4.2	Hautmuskelschlauch	18
4.3	Mundöffnung	23
4.4	Pharynx	23
4.5	Drüsensysteme	26
4.6	Ösophagus	32
4.7	Mittel- und Enddarm	32
4.8	Blutgefäßsystem	35
4.9	Nervensystem	36
4.10	Exkretionsorgane	37
4.11	Geschlechtsorgane	39
5.	Fortpflanzung, Entwicklung, Biologie	48
5.1	Methodik	48

		Seite
5.2	Verhalten	50
5.3	Fortpflanzung	52
5.4	Kokonbildung und Eiablage	56
5.5	Embryonalentwicklung	60
5.6	Schlüpfvorgang	61
5.7	Generationsdauer	62
5.8	Ernährung und Nahrungsstoffe	65
6.	Ökologie	70
6.1	Methodik	70
6.2	Entwicklungs- und Lebensdauer in Abhängigkeit von der Temperatur	70
6.3	Abhängigkeit der Aktivität von der Temperatur	71
7.	Populationsdynamik (Gradologie)	75
7.1	Bestandesbeschreibung	75
7.2	Methodik	75
7.3	Abundanzschwankungen	82
7.4	Beregnungsexperiment	90
7.5	Biomasse	97
7.6	Begriffe "Vermehrungs- und Gewichtsprozent"	100
7.7	Homogenitätsprüfung	103
7.8	Populationsverteilung	104
7.9	Aggregationsexperiment	112
8.	Bodenbiologische Bedeutung	114
	Zusammenfassung	121
	Literaturverzeichnis	

Einleitung

Bei der im Rahmen einer am Institut für angewandte Zoologie, München, durchgeführten bodenzoologischen Untersuchung galt es, zu der Frage nach einem Zusammenhang zwischen der Tätigkeit von Bodentieren (Acariden, Collembolen, Enchytraeiden und Lumbriciden) und der Aufklärung des Ursachenkomplexes, der zur Schädlingsdisposition in bayerischen Nadelwaldgebieten führt, einen Beitrag zu leisten.

Unter den in Kiefer- und Fichtenwaldböden lebenden Oligochaeten treten die Enchytraeiden mit höchsten Besiedelungsdichten in Erscheinung. Sie unterscheiden sich darin von den meisten Regenwürmern, die solche sauren Standorte meiden. Es wurde deshalb die häufige Art, Achaeta affinis, zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht, deren Verbreitung, Morphologie, Entwicklung, Ernährung, Populationsökologie und bodenbiologische Bedeutung weitgehend unbekannt sind. Gleichzeitig wurden Daten und Beobachtungen über Begleitarten gesammelt, um sie dieser monographischen Bearbeitung gegenüberzustellen.

Herrn Professor Dr.W.Schwenke, Leiter des Institutes für angewandte Zoologie, schulde ich meinen besonderen Dank für die Überlassung des Themas, die vielseitigen Anregungen und die ständige Anteilnahme an allen wissenschaftlichen und persönlichen Fragen. Herrn Privatdozent Dr.M.Postner und Herrn Oberforstmeister A.Krump gilt mein Dank für mannigfaltige Anregungen. Herrn Dipl.Forstw. Dr.W.Bäumler danke ich für seine kollegiale Zusammenar-

arbeit. Ebenso möchte ich dem Wiss.Zeichner, Herrn K. Wilhelm für einige Ratschläge und dem Oberpräparator, Herrn O.Henseler für technische Hilfeleistung danken. Zu Dank verpflichtet bin ich weiterhin Herrn Professor Dr.Laatsch, em.Leiter des Institutes für Bodenkunde, für die Erlaubnis, Laborarbeiten in seinem Institut durchführen zu können. Herrn Professor Dr.Schütt, Leiter des Institutes für Forstbotanik, danke ich für sein Entgegenkommen bei der Benützung von Institutsgeräten. Herrn Professor Dr.Baumgartner, und Herrn Univ.Doz.Dr. Koch sowie den Mitarbeitern am Institut für Holzkunde möchte ich für ihre technische Hilfe danken. Herrn Professor Dr.Franz und Herrn Dr.Bachler, Institut für forstliche Ertragskunde, München, gebührt mein Dank für die Beratung bei der statistischen Bearbeitung und Auswertung auf der EDV-Anlage im Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, München. Nicht zuletzt sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft gedankt für ihre finanzielle Unterstützung, durch die ein Teil der Untersuchungen im Rahmen des bodenzoologischen Arbeitsteams ermöglicht wurde.

1.0 Stellung im System

Die Tierstämme der Ringelwürmer (Annelida) und der Gliederfüßler (Arthropoden), welche man zusammen als Articulaten bezeichnet, sind charakterisiert durch eine äußere wie innere Gliederung des Körpers in viele Segmente (echte Metamerie). Die phylogenetisch älteste Klasse der Annelida, die meeresbewohnenden Polychaeta, besitzen zudem segmental angeordnete, paarige Körperanhänge, Parapodien, als erste Anfänge von Gliedmaßen. Diese fehlen den im Süßwasser und auf dem Lande lebenden Würmern der Klasse Oligochaeta, zu welcher neben der Familie der Regenwürmer, Lumbricidae, auch die Familie der "weißen Ringelwürmer", Enchytraeidae, gehört. Bei ihnen besitzt jedes Segment anstatt der Parapodien im Regelfall vier Borstentaschen mit zugehörigen Borsten.

Die Familie der Enchytraeidae gehört nach der Klassifikation von Yamaguchi (1953) innerhalb der Annelida zur Ordnung der Oligochaeta, Unterordnung Opisthopora.

Ihre phylogenetische Ableitung stößt noch auf Schwierigkeiten. Während Stephensen (1930) eine direkte Ableitung von primitiven Oligochaeten-Familien Naididae und Tubificidae ablehnt, nennen Michaelsen (1921) und Cernosvitov (1937) die Lage des Geschlechtsapparates und die weit nach vorn geschobenen Spermatheken als Gründe für eine enge Zugehörigkeit zu beiden Familien.

Wegen der Einheitlichkeit der Enchytraeidae in der Körperorganisation muß die Systematik der Gattungen und Arten

auf eine mosaikartige Einordnung der wenigen, meist immer wiederkehrenden Charakteristika zurückgreifen.

Cernosvitov (1937) teilt die Enchytraeidae in 6 Unterfamilien mit etwa 350 Arten. Diese Vielzahl der Formen ist aber nur das Ergebnis ungenauer Beschreibungen von Gattungen und Arten, wobei die innerartliche Variationsbreite vielfach unzureichend erkannt wurde.

Eine grundlegende Neuordnung gelang Nielsen und Christensen (1959, 1961, 1963) mit der Bearbeitung aller in Europa beschriebenen Arten. Durch die Einführung neuer standardisierter Einzelmerkmale vereinfachten und präzisierten sie die Beschreibung und Identifikation von Gattungen und Arten. Sie gelangten zu 141 europäischen Arten in 21 Gattungen.

Zur artlichen Bestimmung von Enchytraeiden muß lebendes Material vorhanden sein, wobei zur einwandfreien Unterscheidung voll geschlechtsreife Tiere verwendet werden. An Hand von äußeren Merkmalen kann man zwar eine Gattungsbestimmung durchführen, doch ist man besonders bei den kleineren Formen zur Artbestimmung auf vollständige Schnittserien angewiesen.

Die den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bildende Art steht in der Gattung Achaeta, deren Hauptunterscheidungsmerkmale, wie der Name sagt, das Fehlen von Borsten ist. An deren Stelle kommen oval oder birnenförmige transparente Körper (Borstenfollikel) vor. Außerdem dienen folgende Merkmale der Diagnose: Körperporen finden sich nur an

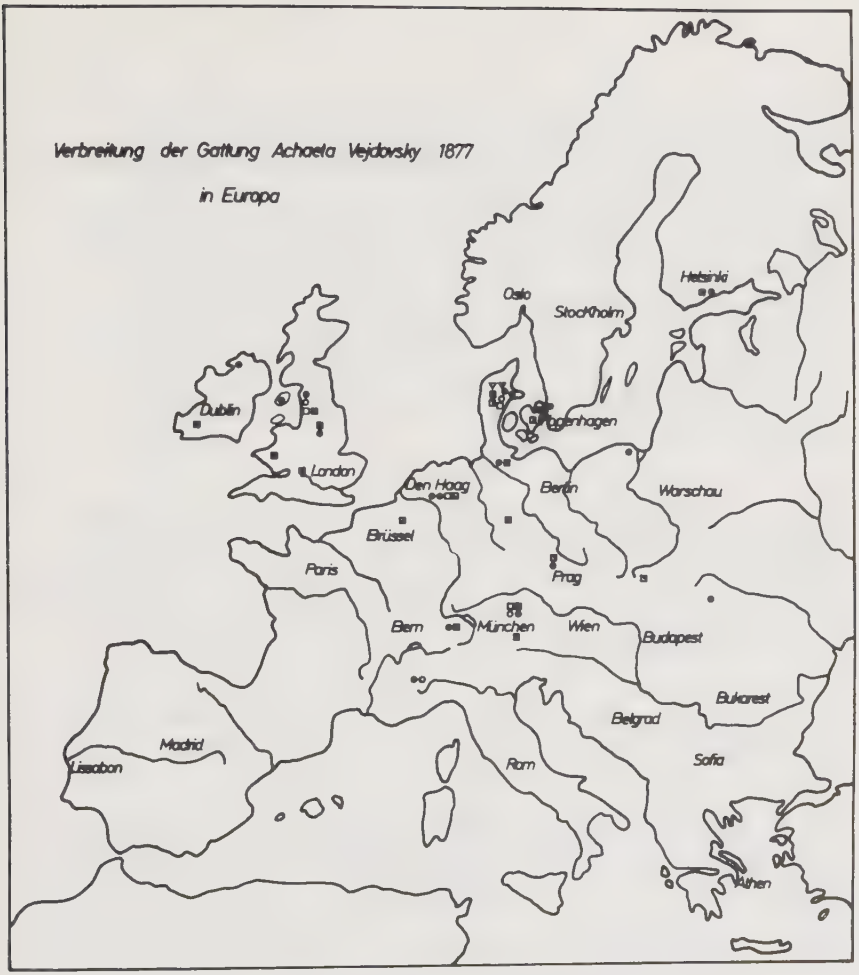

Abb. 1: Fundstellenverzeichnis

der Spitze des Prostomiums. Darmdivertikel fehlen, doch können im Segment V drüsige Anhänge mit dem Ösophagus in morphologischer Verbindung stehen. Das Rückengefäß entspringt artverschieden im Segment VI, VII oder VIII. Nur eine Art von Lymphocyten ist vorhanden, deren Form osmotischen Veränderungen unterliegt. Die Nephridien (Segmentalorgane) sind mit reichlichem Interstitialgewebe ausgestattet. Ein Eisack fehlt, die Samenblasen sind, soweit vorhanden, kompakt. Die Spermatheka besitzt keine Anhänge (Diverticula), ebenso fehlt eine Verbindung mit dem Ösophagus.

Die Spezies affinis wurde erst 1959 von Nielsen und Christensen beschrieben. Sie fanden sie als Holo- und Paratypen in Jütland (Sletten, Mols Laboratory) oft zahlreich in feuchter Erde unter Erle und in ziemlich trockenem Boden unter Eichen.

2.0 Verbreitung

Die in der Literatur enthaltenen Angaben über die Verbreitung der Gattung Achaeta ergeben zusammen mit eigenen Funden das in Abb. 1 dargestellte Bild.

Während viele Enchytraeiden-Gattungen sowohl semiterrestrische als auch terrestrische Formen enthalten, kommen bei der Gattung Achaeta überwiegend Landbewohner vor. Bretscher (1904) bezeichnet sie sogar als "xerophil", wobei er nicht wirklich trockene Erde, sondern von Sickerwasser durchfeuchteten Boden verstanden wissen will.

Eine Bindung der Arten der Gattung Achaeta an bestimmte Vegetationsgemeinschaften läßt sich auf Grund der unzureichenden Standortsbeschreibungen nicht sicher erkennen; es werden Funde sowohl im Mull unter Eiche, Birke, Erle und Aspe als auch im Moderboden von Fichten, Kiefern und Douglasien gemeldet. Dabei scheinen Gemeinsamkeiten im Säuregehalt des Bodens und in der Zusammensetzung der Nahrungsgrundlagen von Bedeutung zu sein. Weiterhin wurden Achaeta-Arten in vermodernden Baumstümpfen (Erle), Festuca-, Agrostis- und Nardus-Rasen gefunden.

Aus der geographischen Verteilung der Funde geht hervor, daß - unabhängig von der unterschiedlichen Sammelaktivität - die Hauptverbreitung der Gattung im subarktischen und mäßig temperierten Klimabereich besteht. Stephensen (1930) nimmt an, daß die ganze Familie arktischen Ursprungs ist. Daher werden Funde aus Südeuropa nur aus Höhenstufen gemeldet (Issel 1905). Die von Bretscher (1904) vertretene Meinung, Achaeta-Arten kommen nur in der unteren Gebirgs- und Hügelregion vor, wurden von Schmidegg (1938) durch Funde in den nördlichen Kalkalpen, die bis in eine Höhe von 2500 Meter reichen, widerlegt. Fundorte im humiden Küstenbereich sowie im Höhenbereich von 600 Meter (Irland, England) (Southern 1909, Springett 1963, 1970) bis 1300 Meter (östliche Karpaten) (Moszynski 1928, Cernosvitov 1928) unterstreichen die Bindung der Arten an ein feucht-kühles Klima.

Die bisherigen Fundorte von Achaeta affinis befinden sich in Dänemark (Nielsen und Christensen 1959), in den Nie-

derlanden (de Gunst 1965) und in England (Springett et al. 1960).

Aus Gründen der schwierigen und zeitraubenden Artbestimmung sowie der geringen Eignung der licht- und trockenheitsempfindlichen Bodentiere für physiologische und ontogenetische Arbeiten, liegen bis heute keine detaillierten Untersuchungen über die Autökologie semiterrestrischer und terrestrischer Enchytraeiden-Arten vor.

3.0 Äußerer Körperaufbau

3.1. Methodik

Zur artlichen Bestimmung der Enchytraeiden ist im allgemeinen lebendes Material Voraussetzung, da wichtige Organe bei einigen Fixierungsmethoden unterschiedlich starke Form- und Lageveränderungen erleiden.

Unfixierte und ungefärbte Quetschpräparate unter Deckgläsern werden in geeigneter Untersuchungsflüssigkeit (Anneliden-Ringer nach Schlieper) direkt im Phasenkontrast-Mikroskop untersucht. Gefärbte Quetschpräparate liefern gut brauchbare Ergebnisse und lassen sich auch recht einfach in Dauerpräparate überführen. Drei Methoden bieten sich an: a) Fixierung/Färbung mit Alkohol-Eisessig (1 : 1 bis 3 : 1), b) Fixierung/Färbung mit Carmin-Essigsäure (nach Schneider), c) Fixierung/Färbung mit Orcein-Eisessig (1 bis 2%ig).

Zur Herstellung von Totalpräparaten werden die in Ringer-Lösung gewaschenen Tiere in heißer Bouin- oder Sublimat-Lösung fixiert. Durch diese Schockfixierung bleibt die natürliche Lage von Organen, Darminhalt und Lymphocyten weitgehend erhalten. Die Entwässerung erfolgt in einer aufsteigenden Alkoholreihe, die mit dem mehrfach gewechselten Zwischenmedium Methylbenzoat (Benzoesäuremethylester) abschließt.

Zur Ermittlung der Masse eines Tieres eignet sich eine Einbettung fixierter Würmer in Polyvinyl-Lactophenol, da hierbei auf eine vollständige Entwässerung verzichtet werden kann.

Schnittserien sind eine notwendige Voraussetzung für Artbestimmung und anatomische Untersuchung. In Bouin fixierte Tiere gelangen nach mehrtägiger Wässerung für 5 bis 12 Stunden in eine 12%ige Gelatine-Lösung (37°C). Auf dem Gefriermikrotom lassen sich von dem vollständig gehärteten Block dünne Schnitte anfertigen. Frische Gefrierschnitte kann man nach dem Verfahren von Csemniczky und Cziegler rasch zu guten Übersichtspräparaten verarbeiten.

Fortlaufende Schnittserien gewinnt man nach Einbettung in Paraffin-Kunststoff (Schnittdicke 5 - 10 µ). Verwendete Färbemethoden für Übersichten und histochemische Darstellung: Hämalaun nach P.Mayer, Hämatoxylin-Eosin, Azan-Färbung nach Heidenheim u.a.m.

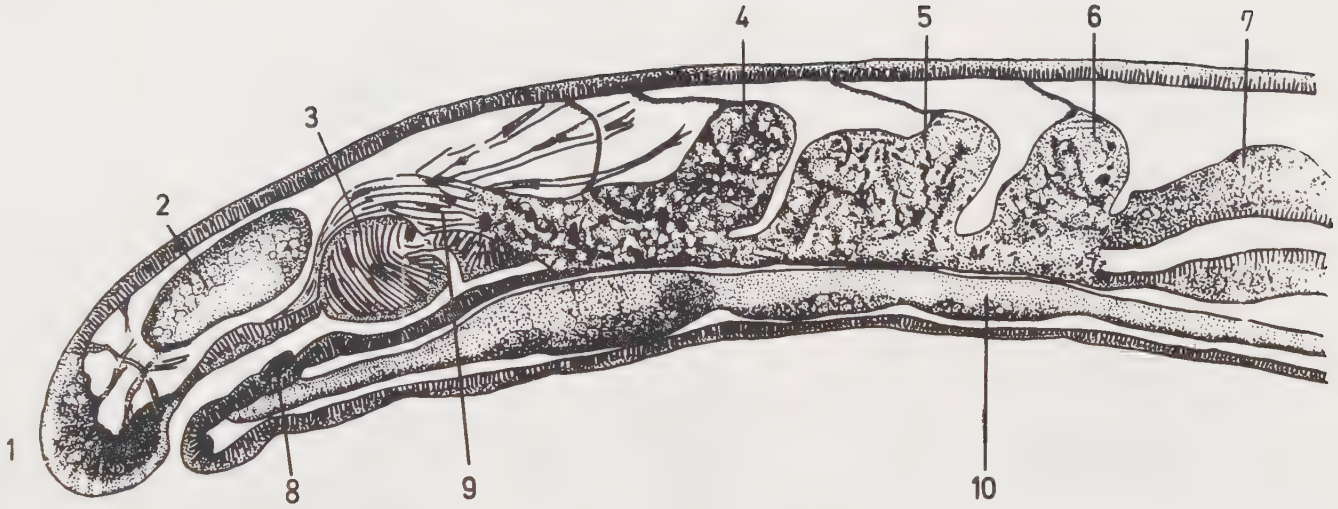

Abb. 2: Medianer Sagittalschnitt durch die ersten 7 Segmente eines geschlechtsreifen Individuums (leicht schematisiert). Abbildungsmaßstab 550 : 1.
1: Prostomium mit Kopfporus; 2: Oberschlundganglion; 3: Schlundkopf;
4, 5 und 6: Septaldrüsen; 7: Mitteldarm mit Chloragogenzellenübergang;
8: Mundorgan; 9: bindegewebiger Verbindungsstrang; 10: Bauchnervenstrang

Abb. 3: Ausschnitt aus der Körperoberfläche mit typischen Hautdrüsen, umschlossen von Ring- und Längsmuskelschichten
(Sublimat-Fixierung, Färbung: Hämalaun), 1880 : 1

Bei Achaeta affinis handelt es sich wie bei anderen Gattungsvertretern um relativ kleine, durchscheinende Würmer, die in ihrer äußeren Erscheinungsform steif und träge wirken. Die Körperoberfläche weist keine hervorstehenden Orientierungsmarken wie drüsige Anschwellungen oder charakteristische Anhangsgebilde auf. Die

Körpergestalt variiert wie die der ganzen Familie nur sehr wenig (Abb. 2).

Die Länge eines Tieres schwankt je nach den Bedingungen unter denen es gemessen wird. An lebenden geschlechtsreifen Tieren ergeben die Längenmessungen mit dem Okularmikrometer je nach Bewegungsaktivität einen erweiterten Bereich von 7 - 12 mm, an heiß fixierten Exemplaren dagegen den engeren Bereich von 8,1 bis 10,7 mm. Die Durchschnittswerte für den Körperdurchmesser liegen zwischen 350 um und 550 um.

3.2. Segmentierung

Einebessere Möglichkeit, die Größe eines Wurmes darzustellen, bildet die Angabe der Zahl der Segmente. Im allgemeinen besitzen frisch geschlüpfte Tiere eine Zahl von etwa 12 Segmenten, die sich bis zur Zeit der Geschlechtsreife zur maximalen Anzahl erhöht. Durch langjährige Messungen festgestellt, beträgt die individuelle Schwankungsbreite 12 bis 35 Segmente, wobei etwa 90% der voll geschlechtsreifen Tiere eine Segmentzahl um 30 aufweist. Geringe Segmentzahlen frisch den Bodenproben entnommener Tiere geben Hinweise auf die Möglichkeit zur Autotomie, lassen sich aber auch mit Segmentverlust während des manuellen Entnahmeverfahrens erklären.

Kopf-und Schwanzabschnitt besitzen auffallende Differenzierungen. Vor dem ersten Segment (Peristomium) mit der Mundöffnung ragt das Prostomium nach vorn. Je nach Art

ihrer Verbindung unterscheidet man verschiedene Formen des Kopflappens. In der Endregion des Körpers bildet das Pygidium bei manchen Oligochaeten Sonderformen, die von taxonomischem Wert sind.

3.3. Färbung

Die Färbung der im allgemeinen mehr oder weniger weißlichen Tiere wird häufig vom Darminhalt beeinflußt. Oft geben dunkle Partikel im Darm dem stumpfen Weiß eine graue Schattierung. Chloragogenzellen oder Lymphocyten beeinflussen den Farbeindruck dagegen in geringerem Maß. Rote oder gelbe Blutfarbstoffe finden sich fast ausschließlich bei der Gattung Lumbricillus.

3.4. Hautdrüsen

Hautdrüsen in typischer längsovaler Form treten erst deutlich nach einer Sublimatfixierung hervor (Abb. 3). Sie liegen in 3 bis 5 Querreihen in der Mitte eines Segmentes und werden von den durchscheinenden Ringmuskelpartien eingefaßt. Bei geschlechtsreifen Tieren fallen sie besonders im präclitellialen Bereich auf, sind aber auch hinter dem Clitellum zu finden.

Deutlich davon unterschieden sind mit Kernfarbstoffen färbbare unregelmäßig ovale Strukturen, die man an der Körperseite findet. Diese "Seitenlinie" wurde von Hesse (1894), im Gegensatz zu seinen Vorgängern als nichtganglionäre Struktur erkannt und von ihm als "die kernhaltigen Teile der Ringmuskeln" beschrieben (Abb. 4).

Abb. 4: Ausschnitt aus der Körperoberfläche mit kernhaltigen Teilen der Ringmuskulatur ("Seitenlinie") (Sublimat-Fixierung, Hämatoxylin-Eosin-Färbung), 1250 : 1

4.0 Innerer Körperbau

Ein Verbindungsgang, der das Cölomsystem direkt mit der Außenwelt verbindet, ist bei allen Arten der Gattung Achaeta vorhanden. Dieser Kopfporus mündet bei Achaeta affinis an der dorsalen Abflachung der Prostomiumspitze nach außen. Andere Poren in Form von Öffnungen im dorso-medianen Bereich (Rückenporen) kommen bei Achaeta nicht vor.

4.1. Borstensäcke

Als besonders wichtiges Bestimmungsmerkmal für die Gattungsdiagnose gelten im allgemeinen die unterschiedlich geformten Körperborsten. Sie sind bei den meisten Enchytraeiden vorhanden, fehlen aber bei der Gattung Achaeta vollständig. Vejdovsky (1879), der sich erstmals mit dieser von ihm aufgestellten Gattung Achaeta befaßt, findet bei der einzigen damals beschriebenen Art Achaeta eiseni an den Stellen, an denen bei den übrigen Arten Borsten ansetzen, auffallende "in jedem Segment 4 große, im Leibesschlauche befestigte flaschenförmige Gebilde, die bei den Bewegungen des Wurmes hin und her geworfen werden". Er nimmt an, daß diese Gebilde, die die Borstenbündel ersetzen, große einzellige Drüsen darstellen. Bei weiteren Ausführungen stellt er diese Zellen als modifizierte Hypodermiszellen dar, die mit einem verengten kanalartigen Vorderende nach außen münden sollen. "Sie sind mit einem granulierten, glänzenden Inhalte gefüllt, in welchem ein großer Kern und ein an

Präparaten sehr deutliches Kernkörperchen hervortritt".

Diese ovalen oder rundlichen Borstensäcke findet man in unterschiedlicher Anordnung auch bei anderen Achaeta-Arten.

Abb. 5: Dorsaler Borstenfollikel, 4340 : 1.

Abb. 6: Ventraler Borstenfollikel, 3800 : 1.

Während bei Achaeta camerani keine Borstensäcke beobachtet wurden, findet man sie bei A. vesiculata und A. bohemica ausschließlich im dorso-lateralen Bereich. Bei

den Arten A. eiseni, A. danica und A. affinis kommen sie sowohl dorso-lateral als auch ventro-lateral vor. Dabei weist A. affinis in Form und Anordnung der Borstenfollikel Besonderheiten auf, die bei der Artbestimmung wichtig sind. Man findet sie ventro-lateral viel häufiger als im Dorsalbereich. Obwohl sie weniger mehr als die Dicke des Hautmuskelschlauches messen, sind sie im präclitellialen Körperteil fast regelmäßig zu beiden Seiten in jedem Segment sichtbar. Dorsale Follikelblasen fallen durch ihre Größe und Form auf (Abb. 5). In der Längsachse sind sie 3 bis 4 mal länger als die Ventralfollikel (Abb.6). Eine Einschnürung unterteilt einen zweidrittel großen, schlank auslaufenden distalen Teil, während der nach innen weisende rundliche Abschluß in den meisten Fällen von einem charakteristischen linsenförmigen Knopf begrenzt wird. Die ventralen Gebilde besitzen immer diese knopfartigen Begrenzungen. Zwar enthält die stielartige Wandbefestigung einen kanalartigen Durchlaß, der jedoch nicht durch die Körperwand ausmündet. Eine Drüsenfunktion der Borstensäcke scheint daher nicht wahrscheinlich.

4.2 Hautmuskelschlauch

Die Beobachtung von de Bock (1901) über die gekreuzt streifige Kutikula von Enchytraeus sp. wird von Goodman und Parrish (1971) bestätigt. Genaue Untersuchungen zeigen ferner, daß die Kutikularmatrix transparent ist und von epithelialen Mikrovilli durchsetzt wird. Wie bei Lumbricus besteht sie aus einer Anzahl paralleler Lagen, wobei jede Lage wieder aus nebeneinanderliegenden Fibrillen zusammengesetzt ist, die im Winkel von 45 Grad aneinander-

stoßen und spiralig die Oberfläche des Tieres bedecken. Im Gegensatz zu früheren Auffassungen besitzen die als xerophil bezeichneten Vertreter der Gattung Achaeta keine einer terrestrischen Art vergleichbaren dickeren Kutikula.

Die einschichtige Hypodermis besteht aus einer hellen feinkörnigen Grundsubstanz, in der verhältnismäßig selten Kerne sichtbar werden. Nur im Kopflappen läßt sich ein hohes Säulenepithel mit feinkörniger Substanz und deutlich färbbaren Zellkernen darstellen. Außer den Zellen mit einer sekretorischen Tätigkeit sind Sensillen (Tastorgane) enthalten, die über nervöse Fortsätze mit dem Oberschlundganglion in Verbindung stehen.

Unter einer äußerst dünnen fibrillär aufgebauten Basalmembran liegt die deutlich in zwei Schichten gesonderte Muskulatur. Die äußere Schicht umfaßt die röhrig aufgebauten Ringmuskelfasern, deren Kerne in einem besonderen Plasmakörper von außen her den Fasern angelagert sind. Von außen sichtbar, verbinden sich die Plasmakörper zu der bereits erwähnten sogenannten Seitenlinie. Die Längsmuskelfasern bilden eine zweischichtige Anordnung, wobei nach Hesse (1894) aus den äußeren Lagen schmale Plasmafortsätze nach innen zur proximalen Muskellage hindurchtreten. Die Fasern sitzen an Septen, während die U-förmigen Kästchen von Bindegewebe ausgefüllt sind. Die Chloragogenzellen, die bei A. affinis vom 7. Segment an der Darmwand dicht und in hoher Lage aufsitzen, haben nicht nur die Aufgabe Abfallprodukte aus der Leibeshöhlenflüssigkeit zu entfernen, sondern dienen vor allem als

Abb. 7: Mundorgan in Seitenansicht (Bouin, Hämalaun), 5500 : 1.

Vorrats- und Stoffwechselorgan. Bell (1943) beobachtete bei Fridericia losangelensis die Abhängigkeit der Eibildung von der Füllung der Chloragogenzellen mit Nährstoffen.

Bei A. affinis lassen sich auf Grund von Schnittserien keine derartigen Beobachtungen machen.

Die in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierenden kernhaltigen Lymphocyten finden sich nur in einer morphologischen Ausformung bei der untersuchten Art. Die scheinbare Vielgestaltigkeit entsteht in Abhängigkeit von den unterschiedlichen osmotischen Verhältnissen, wie sie bei der Fixierung und bei längerem Aufenthalt der Tiere in Wasser zustande kommen. Bei der in axenischem Medium züchtbaren Art Enchytraeus fragmentosus konnte der Formenreichtum der Cölomozyten zwei bestimmten Typen zugeordnet werden (Hess 1970). Die Mucozyten enthalten tropfenförmige Einschlüsse, die in das Cölom entlassen werden. Die zweite Form wird als Phagozyten- oder Amöboidzelle beschrieben. Sie enthält neben großen Lipoideinschlüssen auch deutlich erkennbare Bestandteile von Chloragogenzellen.

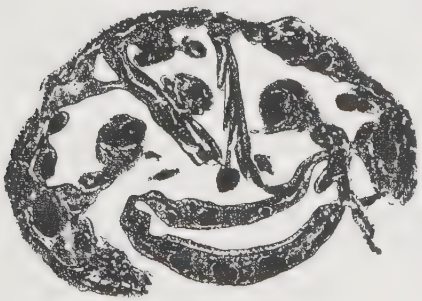

Abb. 8: Querschnitt im Bereich der vorderen Mundhöhle mit proximalen Anschnitten von paarigen Nervensträngen; in der Mitte V-förmige Muskelbänder; ventraler Hautmuskelschlauch fehlt; Bouin, Hämalaun; 1050 : 1.

Abb. 9: Querschnitt durch den Vorderkörper. Distaler Schlundkopfteil ragt in das Darmlumen. Ventrales Darmepithel mit starker Aktivität, Oberschlundganglion mit typischer Kernverteilung; Bouin, Hämalaun; 1100 : 1

Außerdem finden sich Chloragogenzellen, die von ihrem Ursprung her viscerale Peritonealzellen sind, losgelöst und freischwimmend in der Cölomflüssigkeit. Diese Zellen sind auf Grund von Regenerationserscheinungen häufig ohne Kern.

Bei Achaeta affinis sind die meist sehr zahlreichen Lymphocyten oval bis diskusförmig und entsprechen in ihrer Größe etwa den dorsalen Borstenfollikeln.

4.3. Mundöffnung

Die Mundöffnung wird in Form einer breiten Querfalte durch den Kopf- und Mundlappen gebildet. Sie führt in eine Mundhöhle, die sich nach hinten bis zum Schlundkopf erweitert. Zur Bewegung der Mundöffnung dienen die aus der Quermuskelschicht des Hautmuskelschlauches ausgehenden und sich an der Unterlippe und an der Mundwand ansetzenden Muskelbündel. Diese Muskeln sind besonders deutlich in Präparaten in Seitenlage zu erkennen. Vier Muskelstränge entspringen der Quermuskelschicht des 2. Segmentes und sind an der Unterlippe und an der Mundwand befestigt. Weitere 4 Stränge, die quer in die Leibeshöhle des 2. Segmentes verlaufen, halten die obere Mundwand in ihrer Lage. Ein Paar Muskelzüge, welche zu beiden Seiten an die Mundwand und an den Hautmuskelschlauch angreifen, dienen zum Zweck der Erweiterung der Mundhöhle (Abb. 8).

Bei ventraler Beobachtung lebender Tiere scheinen die Muskelzüge der Unterlippe in Verbindung mit dem Bauchstrang des Nervensystems zu stehen.

4.4. Pharynx

Ventral in der Mundhöhle befindet sich eine besondere Differenzierung, die von verschiedenen Autoren je nach der zugedachten Funktion unterschiedlich beschrieben wurde.

Dieses Mundorgan beschreibt Vejdovsky 1879 bei Achaeta bohemica als ein Paar zugespitzter Läppchen. In seinem

Oligochaeten-Werk 1884 berichtet er auch von anderen Enchytraeiden mit sehr ähnlich gebauten Organen, denen er eine Funktion als Tast- und Geschmackspapillen für die aufzunehmende Nahrung zuweist. 1891 veröffentlicht er in einer Arbeit über Rübenschädlinge eine Beschreibung des Mundorgans als paarige kleine Messer mit zugespitzten harten Enden.

Abb. 10: Querschnitt durch den Vorderkörper. Zentraler Schlundkopf füllt fast vollständig das Darmlumen. Deutliche Aktivität im dorsalen Bereich, der ein Lumen enthält. Bouin, Hämalaun; 1100 : 1.

Abb. 11: Querschnitt im Bereich hinter dem Pharynx. Verlängerungen des Schlundkofpes ragen in das Lumen. Bouin, Hämalaun; 1050 : 1.

Die tatsächlichen Verhältnisse lassen sich, wie Hrabe 1934 richtig darlegt, nur an Hand von kompletten Schnittserien aufklären. Dabei müssen Längs- und Querschnitte herangezogen werden.

In Normallage ragt das in Seitenansicht spitz ausgezogene Organ mit breiter Basis aus dem Mundepithel und schließt eng mit einer nachfolgenden Falte ab (Abb. 7). Die zylindrischen Zellen des Organs unterscheiden sich in ihrer Höhe von anderen Zellen des Mundhöhlenbodens. Die Zellgrenzen sind nicht sichtbar und in wenigen Fällen findet man mehr als 2 Zellkerne. Basal greifen 2 Muskelstränge an, die zusammen mit der Leibeshöhlenflüssigkeit eine gewisse Beweglichkeit bewirken. Kutikulare Decksubstanz ist im Lichtmikroskop nicht direkt nachweisbar; es kann jedoch ein derartiger Überzug aus ent-

wicklungsgeschichtlichen Gründen angenommen werden.

Erst auf Querschnitten ergibt sich eindeutig, daß das Mundorgan als median eingebuchtete Falte mit stark färbbaren Zellinhaltsstoffen die gesamte Breite des Mundbodens einnimmt. Ein Ausstülpen bei der Nahrungsaufnahme konnte in keinem Fall beobachtet werden, doch scheint nach mikroskopischen Beobachtungen die Funktion der Mundfalte vor allem darin zu bestehen, den Mundraum nach Aufnahme von Bodenpartikeln wie mit einer Klappe ventilartig zu verschließen.

Der Pharynx besitzt bei den Enchytraeiden im anschließenden Darmteil eine charakteristische Struktur, die als auffällige dorsale Verdickung in das Lumen hineinragt (Abb. 9). Dieses als Schlundkopf bezeichnete Organ ist in Seitenansicht glockenförmig und besitzt einen zungenförmig auslaufenden distalen Teil. Sein wahrer Aufbau wird erst durch Schnittserien deutlich.

Die Verdickung entsteht durch eine enorme Entwicklung des dorsalen Epithels. Nach unten laufen lange schmale Zylinderepithelzellen, deren Kerne in halber Höhe in unregelmäßiger Weise aufgereiht sind. Die Muskelschichten haben sich zu einer kompakten Muskelmasse umgebildet und stehen über Stränge mit der Leibeswand sowie mit distalen und proximalen Ansatzpunkten in Verbindung (Abb. 10, 11).

4.5 Drüsensysteme

Enge Beziehung zum Pharynx haben 2 Paar längsovale, im

distalen Bereich kompakte Zellstränge, die aus großen chromophilen Drüsenzellen aufgebaut sind. Sie ziehen aus dem Segment V dorso-lateral bis unmittelbar hinter den Schlundkopf und stehen über lange Stiele mit dem hinteren Pharynx in Verbindung. Vor dem eigentlichen Zusammentreffen wird der Stiel hohl und endet mit unregelmäßigem Lumendurchmesser blind über dem Epithel des Darmtraktes.

Abb. 12: Querschnitt zwischen Pharynx und Oesophagus. Größtes Lumen des Verbindungsganges; seitlich vom Darm Strang mit deutlicher Aktivität. Bouin, Hämalaun; 1100 : 1.

Abb. 13: Querschnitt durch den Septalstrang und die post-pharyngealen Bulbi, die deutliche Aktivität zeigen. Bouin, Hämalaun; 1150 : 1.

Die unklare Funktion dieses Drüsenkomplexes findet ihren Ausdruck in seiner Namensgebung. Bei einigen Arten (Fridericia, Enchytraeus) findet man im gleichen Segment ein frei bewegliches paariges Organ, das ähnlich wie die Exkretionsorgane einen stark gewundenen und blind endigenden Kanal enthält. In Anlehnung an diese morphologische Gemeinsamkeit sprechen deshalb einige Autoren von Peptonephridien.

Offensichtlich gehören auch Bildungen zu diesem Organkomplex wie sie bei den selben Arten als Speicheldrüsen

beschrieben wurden. Sie enden blind im Segment IV oder V und besitzen ebenfalls ein Lumen. Eine ihrem Namen entsprechende Funktion ist unbewiesen. Ebenso scheint die Annahme nicht haltbar, nach denen es sich bei diesen Zellkomplexen um ganglionäre Strukturen handeln soll.

Es ist deshalb besser, sich der Auffassung von Stephensen (1930) anzuschließen, der solche Bildungen als postpharyngeale Bulbi bezeichnet. Da eine Beschreibung der Funktion dieses Drüsenkomplexes auch bei der Gattung Achaeta fehlt, soll hier auch nur der topographische Ausdruck Verwendung finden (Abb. 12 und 13).

Bei den Enchytraeiden liegen im hinteren Ösophagusbereich meist drei paarige Anhäufungen chromophiler Zellen. Diese Drüsenaggregate lehnen sich eng an die Dissepimente der Segmente IV/V, V/VI und VI/VII an und werden deshalb als Septaldrüsen bezeichnet. Erste Untersuchungen wurden von Vejdovsky 1879 an Achaeta eiseni und anderen Enchytraeidenarten durchgeführt. Erst Hesse (1884) beschreibt die Verbindung der Drüsenpakete über einen Bindegewebsstrang der bis zum Pharynx verläuft.

Die Septaldrüsen sind dorsal nahtlos eng verschmolzen und besitzen beiderseits einen nach ventral ziehenden Lappen, der in den Septaldrüsenstrang übergeht (Abb. 14).

Lange ungeklärt blieb die Frage, wie die im Strang transportierten Sekrete in den Darmtrakt gelangen. Nach genauer Untersuchung der Schnittserien von A. affinis

kommt man zu dem Schluß, daß neben der allgemein vertretenen Auffassung nicht nur der eigentliche Schlundkopf, sondern auch die kopfwärts gelegenen Begrenzungsgewebe des Pharynx mit Sekretstoffen versorgt werden. Dies ergibt sich aus der Tatsache, daß ein breiter Streifen mit sekretführendem Stranggewebe über den Pharynxkopf hinweg mit dem darunterliegenden Darmgewebe in Verbindung tritt.

Abb. 14: Schräger Längsschnitt durch ein Paar Septaldrüsen, dazwischen die dorsale Darmwand. Bouin, Hämalaun; 1060 : 1.

Abb. 15: Querschnitt durch den Mitteldarm. Deutlich erkennbar die sternförmige Darmepithelvergrößerung. Bouin, Hämatoxylin-Eosin; 1350 : 1.

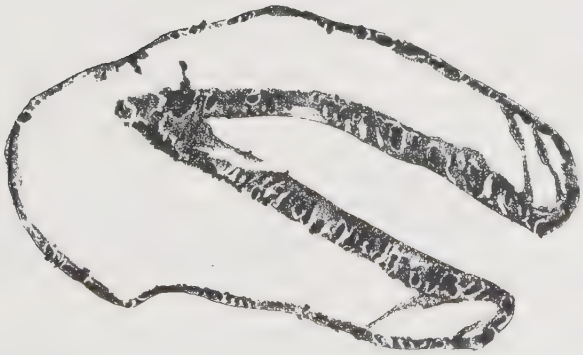

Abb. 16: Tangentialer Längsschnitt durch die Analregion. Bouin, Hämalaun; 440 : 1.

4.6. Ösophagus

Der an den Pharynx anschließende Ösophagus stellt einen relativ langen, dünnen und drehrunden Teil des Darmsystems dar, der im Gegensatz zu anderen Oligochaeten keine Veränderungen in Form von Muskelmägen oder Darmanhangsdrüsen (Divertikulum) besitzt. Eine Bewimperung des Darmepithels, die zusammen mit der Darmperistaltik dem Nahrungstransport dient, findet man auf Längsschnitten bereits im Bereich der Septaldrüse (Segmente V bis VII). Der dichte und hohe Chloragogenüberzug auf der Außenseite des Darmrohres, der für diese Art kennzeichnend ist, beginnt erst im Segment VII sichtbar zu werden und ist wohl schon im Bereich der Septaldrüsen vorhanden.

Durch eine starke Muskeltätigkeit und im Zusammenwirken mit der Leibeshöhlenflüssigkeit verbleibt aufgenommenes Bodenmaterial nur kurze Zeit in diesem Darmabschnitt. Daraus kann geschlossen werden, daß dieser Bereich allenfalls der Vorbereitung der Nahrungsverwertung dient, sonst aber vorwiegend Transportfunktionen ausführt.

4.7. Mittel- und Enddarm

Der Übergang zum Mitteldarm erfolgt mit einer mehr oder weniger breiten Erweiterung und ist aus diesem Grund für die Artbestimmung von Bedeutung.

Der histologische Aufbau der Mitteldarmwand entspricht dem über die ganze Länge des Darmes zu findende Schich-

tenfolge. Man kann zwischen 2 Zelltypen unterscheiden. Die nichtdrüsigen Zellen sind von gelblicher Färbung, schmal und zwischen die benachbarten Drüsenzellen eingepreßt und daher von unterschiedlicher Form. Sie enthalten mit wenigen Ausnahmen Wimpern, die mit einem Basalkorn verbunden sind. Wenn die Wimpern fehlen, treten an ihre Stelle Stäbchensäume.

Die andere Gruppe besteht aus Drüsenzellen, die langgestreckt sind und runde Sekretpartikel enthalten. Sie sind zylindrisch oder kolbenförmig, je nach ihrem Alters- und Füllungszustand. Ihre stärkste Ausbildung finden sie im dorsalen Darmepithel besonders im Bereich der Typhlosolis. Diese bei Lumbriciden und anderen Terrikolen anzutreffende Darmwandvergrößerung tritt bei den untersuchten Arten in modifizierter Anordnung auf. Bei A. affinis enthalten die zahlreichen Falten, die im Querschnitt eine sternförmige Anordnung zeigen, alle Schichten der Darmwand (Abb. 15).

Die Aufgabe dieser morphologischen Differenzierung ist ohne Zweifel, eine Vergrößerung der adsorptiven Oberfläche zu erreichen. Außerdem scheiden die Zellen eine Schleimschicht ab, die ähnlich wie die peritrophische Membran bei den Insekten, die im Darm befindlichen Nahrungsbestandteile einschließt (vgl. bodenbiologische Bedeutung).

Der kurze und einfach gebaute Enddarm mündet in einen endständigen After aus (Abb. 16).

Abb. 17: Querschnitt durch den Mitteldarm mit ringförmigem Darmblutsinus und außen aufsitzenden Chloragogenzellen. (Bouin, Hämatoxylin-Eosin), 1530 : 1.

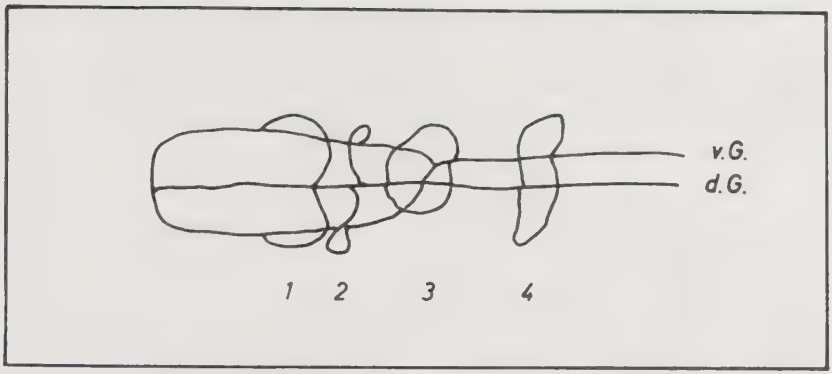

Abb. 18: Schema des Blutkreislaufes mit akzessorischen Kommissuralgefäßen, die zwischen dem Rückengefäß (d.G.) und dem Bauchgefäß (v.G.) verbinden.

4.8. Blutgefäßsystem

Das Blutgefäßsystem ist geschlossen und kann in seinem Aufbau als einfach bezeichnet werden. Auf einem in der Darmwandung zirkulierenden Darmblutsinus entsteht im Segment VII ein pulsierendes Rückengefäß, das bei der Gattung Achaeta große herzartige Erweiterungen über mehrere Segmente in der Nähe seines Ursprungs aufweist (Abb. 17). Die deutlichen Pulsationsbewegungen dienen als taxonomisches Merkmal bei der Feststellung, in welchem Segment das Rückengefäß entspringt. Im Segment II/III gabelt sich das Rückengefäß, umfaßt den Pharynx und vereinigt sich zu einem nicht pulsierenden Bauchge-

fäß. Die beiden Ventraläste sind über 3 akzessorische Kommissuralgefäße mit dem Rückengefäß verbunden. Eine weitere Verbindung besteht nach der Gefäßvereinigung. Pulsierende Lateralherzen, wie sie bei anderen Arten anzutreffen sind, fehlen bei den untersuchten Arten (Abb. 18).

4.9. Nervensystem

Das Nervensystem setzt sich aus dem über dem Pharynx gelegenen Oberschlundganglion (Gehirn), den Schlundkommissuren und dem Bauchstrang zusammen. Das Gehirn ist zweimal so lang wie breit, sein hinteres Ende schließt konvex ab und läuft nach vorne leicht konisch aus. Die Ganglienzellen sind bei Seitenansicht sattelförmig über das Cerebralganglion verteilt.

Von Deuse-Zimmermann (1960) wurden im caudalen Bereich des Gehirns 2 Typen von neurosekretorischen Zellen gefunden. Bei weiteren elektronenmikroskopischen Untersuchungen von Gersch und Ude (1967) wurde neben den Q- und P-Zellen noch ein dritter Zelltyp, die M-Zelle, entdeckt. Bei der untersuchten Art Enchytraeus albidus stehen die ersten beiden Formen mit ihrer Sekretionsaktivität direkt mit einem Segmentverlust in Verbindung.

Auf den Schnittserien erkennt man, daß 4 Nervenstränge vom Gehirn aus an die Hypodermiszellen des Kopflappens herantreten.

Das Bauchmark besteht, wie der Annelidenbauplan angibt,

aus 2 Längsstrecken (Strickleiternervensystem), die so eng untereinander verbunden sind, daß sie äußerlich als ein einziger Strang erscheinen. Neben der Leitung nervöser Impulse kommt Zellkomplexen im Unterschlundganglion auch die Aufgabe zur Produktion von Neurosekret zu, das in Bahnen das Bauchmark durchzieht.

Die Beobachtung von Vejdovsky (1879), der bei A. eiseni im 12. Segment ein mächtig entwickeltes Ganglion sah, läßt sich nach Untersuchung von Schnitten von A. affinis damit erklären, daß im Geschlechtsbereich eine enge räumliche Beziehung zwischen Bauchmark und akzessorischen Papillardrüsen besteht (vgl. Abb. 21).

4.10 Exkretionsorgane

Neben den erwähnten Chloragogenzellen und den in der Leibeshöhlenflüssigkeit befindlichen Phagozyten besteht das eigentliche Exkretionssystem aus segmental angeordneten Metanephridien (Segmentalorgane). Die mit reichlich Interstitialgewebe ausgestatteten Organe besitzen ein einfaches Nephrostom, das nach ventral gerichtet ist. Das Anteseptale ist von beachtlichem Umfang und am Septum durch eine Einschnürung vom langgestreckten postseptalen Nephridialteil abgegrenzt.

Im präclitellialen Körperteil sind Nephridien regelmäßig anzutreffen, während sie hinter dem Clitellum in geringer Zahl und in unregelmäßiger Anordnung vorkommen.

Abb. 19: Samentrichter mit Flimmerepithel. Bouin, Hämalaun; 2100 : 1.

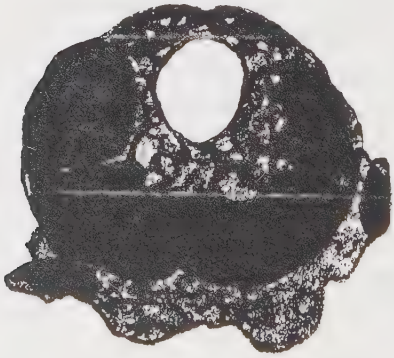

Abb. 20: Querschnitt durch den Samenleiter (Vas deferens). Bouin, Hämatoxylin; 3760 : 1.

4.11 Geschlechtsorgane

Besser als jedes andere Organsystem dienen die Geschlechtsorgane auf Grund ihrer großen Mannigfaltigkeit und inneren Differenzierung zur Kennzeichnung von Gattungen und Arten. Voraussetzung für eine solche Untergliederung ist die genaue Kenntnis des inneren Baues der Geschlechtsorgane, die über Schnittserien an voll ausgereiften Tieren gewonnen wird.

Der Geschlechtsapparat der Enchytraeiden ist zwittrig. Es findet im allgemeinen eine wechselseitige Begattung statt.

Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus paarigen Hoden, die an der Rückseite des Septums X/XI, also im 11. Segment liegen. Die von den Hoden abgegebenen Geschlechtsprodukte fallen in die Leibeshöhlenflüssigkeit oder werden bei einigen Achaeta-Arten in unterschiedlich großen Samensäcken (Vesiculae seminales) deponiert. Reife Spermatozoen gelangen bündelweise in den Samentrichter. Dieser ist zylinderförmiger Gestalt und wird an seinem distalen Ende von einem breitfächrigen Flimmertrichter abgeschlossen (Abb. 19). Wie bei den übrigen Achaeta-Arten ist er bei A. affinis etwa 2 bis 3 mal länger als breit. Er ist aus großen zylinderförmigen Zellen aufgebaut, deren Kerne in der Nähe der Außenseite aufgereiht sind. Die Längsausdehnung des gesamten Samentrichters übersteigt selten den halben Körperdurchmesser eines Geschlechtstieres.

Vejdovsky (1879) beschreibt, daß die Nephridien des 12.

Segmentes mit dem Auftreten der Geschlechtsreife degenerieren und "daß die Stelle derselben von den Samenleitern eingenommen wird". Eine derartige Beobachtung wurde von anderen Autoren nicht bestätigt, auch bei den untersuchten Arten findet man keine entsprechende Umwandlung.

Die männlichen Ausführgänge (Vasa deferentia) liegen beim lebenden Tier knäuelartig und flottierend in der Cölomhöhle, bei fixierten Tieren winden sie sich zu einer dichten Spirale auf, die in manchen Fällen den Durchmesser des Samentrichters erreicht (Abb. 20).

Beim Transport von Spermatozoen durchlaufen autonome Bewegungen den Kanal, die vom Flimmertrichter über seine ganze Länge bis zur Geschlechtspapille ziehen. Es ist anzunehmen, daß die kontraktilen Fibrillen durch Stoffausscheidungen beim Samentransport zu diesen peristaltischen Bewegungen angeregt werden. Histologische Untersuchungen zeigen eine artspezifische Dickwandigkeit des Samenleiters, die vor allem durch muskuläre Elemente und stark färbbare großlumige Kerne zustande kommt. An seinem distalen Ende geht der Samenleiter in ein Atrium über, in das eine größere Zahl von kleinen Prostatazellen einmünden (Abb. 21). Diese nach Hesse als Kopulationsdrüsen bezeichneten Gebilde weisen enge morphologische Beziehungen zum Bauchmarkstrang auf. Ihre Funktion besteht offenbar darin, beim Kopulationsakt den vorbeigleitenden Samenfäden eine Sekretsubstanz beizugeben, deren Wirkung auch bei anderen Enchytraeiden unbekannt ist.

Die ebenfalls paarigen weiblichen Geschlechtsorgane

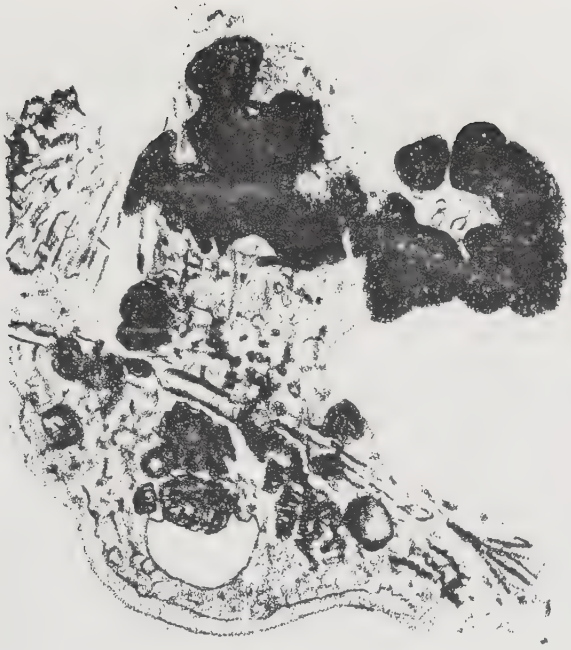

Abb. 21: Querschnitt durch die Geschlechtspapille. Die Kopulationsdrüsen (Mitte oben) stehen in enger Beziehung mit dem Bauchmarkstrang. Bouin, Hämatoxylin; 2730 : 1.

(Ovarien) liegen im Segment XII. Während des Entwicklungsganges lösen sich Teile des Ovars und fallen in die Cölomhöhle.

Der Reifungsprozeß bei Exemplaren der Gattung Achaeta

geht folgendermaßen vor sich: Eine entwicklungsfähige Embryonalzelle wächst zur reifen Eizelle heran, während die übrigen auf einem niederen Differenzierungszustand bleiben oder ganz zurückgebildet werden. Das durch Aufnahme von Dottermassen, die nach Literaturangaben von anderen Enchytraeidenarten aus einer Umwandlung von Chloragogenzellen stammen sollen, vergrößerte zylindrische Ei bewegt sich frei in den Segmenten XIII und XIV und kann in einigen Fällen noch weiter nach hinten reichen. Auf Schnittserien erkennt man im dorsalen Bereich eine deutliche Verformung der Dottermassen, die durch die enge Lagerung zwischen Darm und Hautmuskelschlauch herrührt. Offensichtlich auf Grund der Größe des nährstoffreichen Eies fehlt bei der untersuchten Art A. affinis ein Receptaculum ovorum (Eisack).

Der Eikern, der zur Untersuchung der Chromosomenzahl herangezogen wird, läßt sich wegen der weißen grobscholligen Dottermasse auch nach entsprechender Färbung in Schnittserien nur schwer erkennen. Zur Determination des Chromosomeninhaltes werden Kernfärbungen in Verbindung mit Quetsch- und Ausstrich-Verfahren angewendet (vgl. Vermehrung).

Ebenfalls mit Hilfe von Quetschpräparaten läßt sich die Ausmündung des Oviduktes darstellen. Bei Betrachtung der Körperoberfläche - selbst unter starker Vergrößerung - ist sie schwer auffindbar. Bei Erhöhung des Deckglasdruckes bei Geschlechtstieren, die vor der Eiabgabe stehen, läßt sich die Ausmündung in der Intersegmentalfurche XII/XIII oder im vorderen Teil von Segment XIII ausmachen. Sie

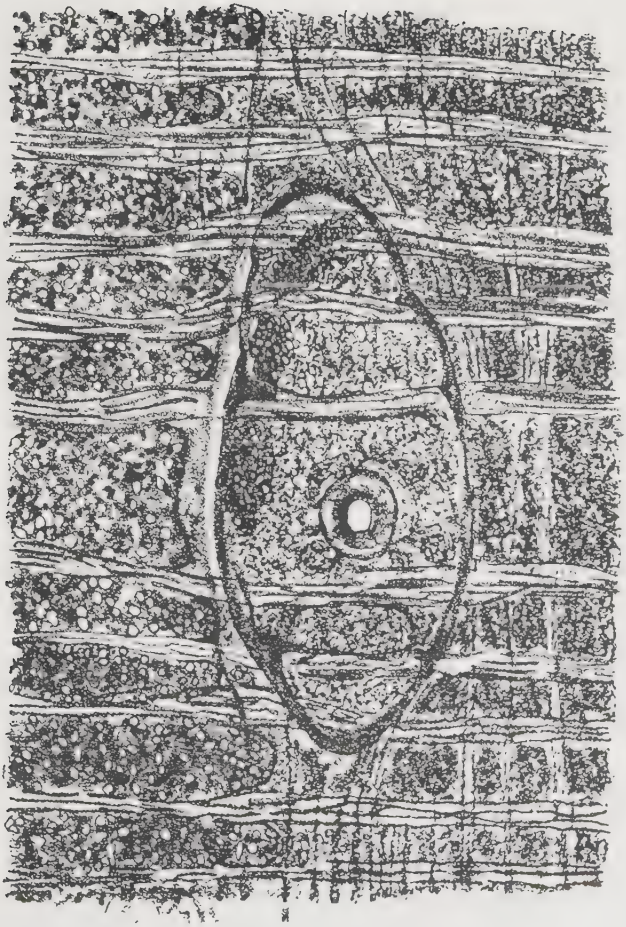

Abb. 22: Außenansicht der Geschlechtspapille. Sekretführende Zellreihen, gegliedert durch Ringmuskelstränge, reichen von dorsal kommend bis an die Papille. Bouin; 2700 : 1.

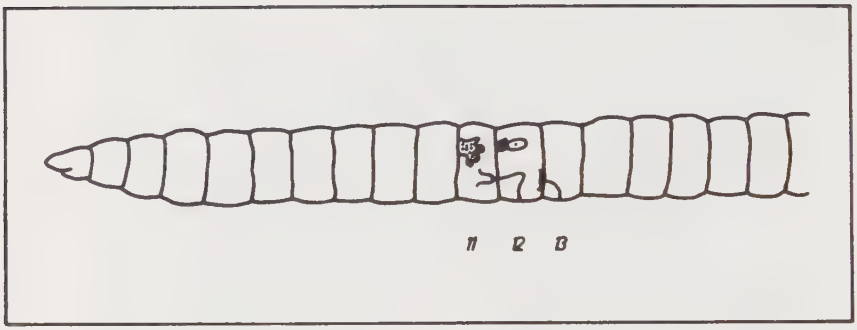

Abb. 23: Schema der Verteilung des Geschlechtsapparates bei der Art Achaeta affinis. Segment 11 mit Hoden und Samentrichter, Segment 12 mit Ovar und Vas deferens, Segment 13 mit weiblicher Geschlechtsöffnung.

liegt fast median auf der Ventralseite zwischen den Tuberculae pubertatis, kann jedoch durch Zerreißungsvorgänge lateral verschoben erscheinen.

Das ebenfalls zum Geschlechtsapparat zu zählende Receptaculum seminis (Samentasche, Spermatheke) fehlt bei der Art A. affinis. Diese Besonderheit innerhalb der Familie der Enchytraeiden findet man nur noch bei der borstentragenden Art Fridericia maculata. Alle anderen Gattungen gilt die Spermatheka als das vielleicht wichtigste Einzelmerkmal bei der Identifikation der Familie. Sie stellt eine Einstülpung der Körperwand dar und variiert in der Ausformung sogar innerhalb der Gattungen. Die Samentaschen sind einfach oder aus mehreren Elementen

zusammengesetzt, wobei man eine Hauttasche und meist mehrere Divertikel zur Speicherung des Samens unterscheidet. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal dient Größe und Form der Ampulle, einer blasenartigen Erweiterung der Hauttasche, die von dem engen Ausführungsgang abgesetzt ist. Außerdem werden die Zahl der Ampullendivertikel, die relative Länge des Ausführungsganges, die Verbindung mit dem Ösophagus und andere Merkmale für eine taxonomische Differenzierung herangezogen.

Über die Konsequenzen für die Fortpflanzung der Art A. affinis vgl. Vermehrung.

Die Genitalpapillen liegen im 12. Segment zu beiden Seiten einer ventro-medianen Körperachse auf der Kante von längsziehenden Erhebungen des Hautmuskelschlauches (Tubercula pubertatis). Auf der Körperaußenseite sind sie als langgestreckte linsenförmige Gebilde zu erkennen, die von durchscheinenden Ringmuskelbahnen eingefaßt sind. Bemerkenswerterweise enden die stark vakuolisierten Hautdrüsenfelder vor Erreichen der Papillen (Abb. 22).

Die Entstehung des Geschlechtsgürtels (Clitellum) steht in engem Zusammenhang mit der Sexualität der Tiere. Daher zeigen die subhydrischen und semiterrestrischen Enchytraeiden meist ein temporäres Auftreten des Clitellums mit Beginn der geschlechtlichen Reife. Die Geschlechtsorgane sind vor ihrer Ausbildung voll entwickelt, so daß man annehmen muß, daß sie in Zusammenhang mit der Ablage von Kokons stehen. Bei den untersuchten Arten sind Tiere mit gut ausgebildetem Clitellum nur in wenigen Tagen während des Jahres anzutreffen (Abb. 23).

Abb. 24: Querschnitt durch die Clitellarregion. Neben dem Darm die beiden Samenleiter, über ihm das unregelmäßig geformte Ei mit grobscholligem Dotter. Dorso-lateral Bereiche mit großlumigen Zellen. Bouin, Azan; 500 : 1.

Untersuchungen an Lumbriciden weisen das Clitellum als sekundäres Geschlechtsorgan aus, dessen Entwicklung unabhängig von dem Reifungszustand der Gonaden zu sein scheint. Die Ausdehnung des Gürtels wechselt in gewissen Grenzen. Bei A. affinis reicht er über das gesamte 12. Segment bis in die Hälfte des 13. Segmentes. Die Verdickungen der Haut lassen die Intersegmentalfurchen zurücktreten. In Seitenansicht erkennt man eine sattelförmige Anordnung der Hautdrüsen im Clitellum. Der ventrale Bereich um die Längswälle weist von außen keine sichtbaren Drüsenvergrößerungen auf.

Es lassen sich innerhalb der streifenförmigen Anordnung der Hautdrüsen 2 Gruppen von Zellen unterscheiden. Dorsolateral bestehen sie aus großen hellen Drüsenzellen, in denen Kern und Plasma durch stark vakuolisierte, hyaline schleimartige Massen verdrängt scheinen. Auf Querschnitten wird sichtbar, daß diese Zellen durch einen breiten Gewebsstrang auf beiden Körperseiten in etwa gleich große Felder unterteilt sind. Erstaunlicherweise lassen sich diese transparenten Zellinhaltsstoffe nicht mit den angewendeten Farbstoffen auf Schleimstoffe (Mucin-Reaktion) prüfen (Abb. 24).

Im darunterliegenden Abschnitt liegen die eigentlichen gut färbbaren Zellen. Sie enthalten feingranulierte Bestandteile und gut färbbare Kerne. Die Längs- und Ringmuskelschicht ist im Vergleich mit anderen Körperpartien auf ein Minimum reduziert. Eine Differenzierung von Hypodermiszellen in den Tuberculae pubertatis, wie sie bei Lumbriciden gefunden wurde, entstehen bei den untersuch-

ten Arten, mit Ausnahme von akzessorischen Drüsen im Bereich der Genitalpapille, in keinem Fall.

Der Übergang vom Clitellarbereich mit seinen oft um das 10-fache vergrößerten Zellen zu den normal ausgebildeten Hypodermiszellen ist ausnahmslos direkt und ohne vermittelnde Zwischenstrukturen.

5.0 Fortpflanzung, Entwicklung, Biologie

5.1 Methodik

Frisches Tiermaterial für die Beobachtungen unter dem Mikroskop wurde aus Bodenproben der entsprechenden Nadelwaldgebiete gewonnen. Die Auslese der darin enthaltenen Enchytraeiden erfolgte unter dem Stereomikroskop bei 10 bis 25-facher Vergrößerung mit Hilfe von feinen Uhrmacherpinzetten. Die beiden starken Lichtquellen, die für eine Ausleuchtung notwendig waren, wurden durch Wärmeschutzfilter abgedeckt, um ein zu rasches Austrocknen der Tiere zu verhindern. Vor der Weiterverarbeitung wurden die Exemplare in eine schwarze Schale mit isotoner Anneliden-Ringerlösung nach Schlieper überführt und kurze Zeit gewaschen. Als Zucht- und Beobachtungsgefäße bewährten sich nach zahlreichen Vorversuchen durchsichtige Kunststoffpetrischalen (Durchmesser 5 cm, Höhe 2 cm), die mit einem Deckel gut verschließbar waren. Die Schalen wurden mit sterilisiertem Bodenextrakt-Agar (modifiziertes Verfahren nach Springett 1964) je nach Versuchsanordnung 5 bis 10 mm hoch ausgefüllt. Der Bodenextrakt

wurde folgendermaßen gewonnen: Je nach gewünschter Konzentration an wasserlöslichen Bodenbestandteilen wurde ein Liter gewachsener Boden mit einem Liter (oder weniger) destilliertem Wasser ausgewaschen und mit einem Papierfilter (Nr. 950) filtriert. Das Filtrat wurde anschließend auf einen Liter aufgefüllt.

Nach Zugabe von 15 bis 25 Gramm Feinagar autoklaviert man die Mischung 1 Stunde bei 105° C. Nachdem die gegossenen Böden ausgekühlt waren, wurde ihre Oberfläche mit einer dünnen Lage von Bodenmaterial möglichst vollständig abgedeckt. Dieses war vorher zur Abtötung etwa vorhandener Enchytraeiden und ihrer Kokons vorsichtig auf 50° bis 55° C erhitzt worden. Das Substrat stammt je nach Versuchsanordnung aus den verschiedenen Schichten der untersuchten Böden.

Die Feuchtigkeit in den Schalen bleibt bei den Versuchstemperaturen von 5° bis 20° C zumindest in der Grenzschicht Boden/Agar für ein Überleben der Tiere ausreichend hoch. Nachträgliches Befeuchten mit sterilisierter Bodenlösung verlängerte die Lebensdauer der Kultur nur für kurze Zeit.

Die Beobachtung der eingesetzten Enchytraeiden erfolgte durch den transparenten Agarboden von der planen Unterseite der Petrischale, wobei nach Möglichkeit durchfallendes Licht verwendet wurde.

Um zu verhindern, daß Keime in den Agarboden gelangten und eine Trübung verursachten, wurden einzelne Tiere

mit kurz zuvor steril gemachten Pinzetten entnommen.

Die Gefäße lagen in lichtdichten Kammern eines Brückenthermostaten in Fächern mit Temperaturgefälle, das mit Quecksilberthermometern kontrolliert wurde.

5.2 Verhalten

Die untersuchten Tiere von Achaeta affinis waren außerordentlich träge. Ihren Aufenthaltsort in einem Humusaggregat oder in einer verrotteten Koniferen-Nadel verlassen sie nur, wenn ein Verbleiben durch Zerstörung unmöglich wurde. Sie flüchten an eine lichtabgewandte Stelle oder dunkle Ritze, nachdem sie diese mit den am Prostomium konzentrierten sensorischen Zellen geprüft haben. Meist sind es körperenge Hohlräume in denen sie Zuflucht finden. In ihrem neuen Versteck halten sie sich derart fest, daß sie eher zerreißen als das Substrat zu verlassen.

Da ihre Größe und Beweglichkeit im Vergleich mit anderen Verwandten recht bescheiden ist, kann man sie trotz heftiger Fluchtbewegung leicht einholen. Sie lassen sich der Erde rasch und unverletzt entnehmen, wenn es gelingt, den Körper des Tieres zu Zweidrittel mit der feuchten Oberfläche des Entnahmeinstrumentes in Berührung zu bringen.

Die Fluchtrichtung wird außerdem von einer zusagenden Feuchtigkeit des Untergrundes bestimmt. Es ist zu beobachten, daß sich besonders die kleinen Vertreter der

Gattung Achaeta auf trockenem Substrat nicht normal fortbewegen können. Der typische schlängelnde Bewegungsvorgang ist an das Vorhandensein eines ausreichenden Flüssigkeitsfilmes gebunden. Zudem sind die borstenlosen Formen besonders stark auf die Ausnutzung feuchtigkeitsgefüllter Unebenheiten im Substrat angewiesen, da ein Einstemmen und Abstoßen mit Hilfe des Körperreliefs nur auf diese Weise möglich ist.

In frischem Wasser untergetauchte Exemplare überleben bei niederen Temperaturen und Abdunkelung mehrere Tage bis Wochen. Eine Vernässung des bewohnten Substrates wirkt sich dagegen nachteilig aus, da es offensichtlich nicht gelingt, die Spannungskräfte eines Wasserfilmes zu durchbrechen. Dichte Pilzrasen, wie sie bei überfeuchten Kulturen auftreten, werden zum Teil mühelos überwunden.

Bei Aufenthalt in Wasser oder Ringerlösung bildet sich rasch ein Knäuel von Tieren. Nach anfänglich zufälliger Berührung versuchen sich die Tiere in ständiger Bewegung zu umschlingen und zu unterkriechen. Ursache mag die bei Bodentieren in hohem Maße ausgebildete Empfindlichkeit gegen das Spektrum des Tageslichtes sein. Doch läßt sich nicht entscheiden, ob der ausgeprägte Berührungsreiz (Thigmotaxis) oder die hohe Lichtempfindlichkeit diese Erscheinung hervorrufen. Bei längerem Aufenthalt in niederer Temperatur und Dunkelheit wird die Neigung zu Knäuelbildung schwächer.

In einigen Fällen war nach Aufenthalt im Wasserbad ein

vollständiger Zerfall der Tiere zu beobachten. Dieser Auflösungsvorgang setzt an den Körperenden ein und breitet sich in kurzer Zeit über den ganzen Körper aus. Ein ähnliches Phänomen, verbunden mit der Bildung von virusartigen Partikeln, wird von Dougherty et al. 1963 bei einem ausschließlich in axenischen Agarkulturen gezüchteten Enchytraeiden geschildert.

5.3 Fortpflanzung

Der Geschlechtsapparat der Oligochaeten ist zwittrig, doch erfolgt im allgemeinen die Vermehrung erst nach gegenseitiger Samenübertragung.

Beim Begattungsakt legen sich die Partner bei entgegengesetzt gerichteten Vorderenden mit den Bauchseiten aneinander, wobei der Penialbulbus des einen Tieres der Samentaschenöffnung des anderen unmittelbar gegenüberliegt. Bei Enchytraeiden ist diese Begattungsweise möglich, da die Zahl und Lage von männlichen Geschlechtsöffnungen und Samentaschenporen einander entsprechen.

Durch die Absonderung eines schnell erhärtenden Schleimsekretes werden die Tiere eng verbunden. Bei den Enchytraeiden werden freibewegliche Spermatozoen übertragen. Bei anderen Familien beobachtet man durch Kittsubstanz zusammengehaltene Spermatophoren oder Spermatozeugmen.

Bei der Familie der Enchytraeiden stellt Christensen (1961) fest, daß neben einer amphimiktischen Fortpflanzungsart auch Parthenogenese vorkommt. Diese Form der

Vermehrung findet sich bei 5 Arten und ist wahrscheinlich bei 6 weiteren Arten anzunehmen. 41 von 88 untersuchten cytologischen Typen sind polyploid.

Wie an anderer Stelle beschrieben, besitzen alle Arten der Gattung Achaeta mit Ausnahme von A. affinis ein Receptaculum seminis, das artspezifisch in Art und Lage variiert. In der Familie zeichnet sich nur noch die phylogenetisch entfernte Art Fridericia maculata (Christensen 1961) durch diese Besonderheit aus.

Bei diesen beiden Arten besteht somit als Reproduktionsmöglichkeit die Parthenogenese, die durch Selbstbefruchtung oder auf andere Weise in Gang gesetzt wird, oder durch asexuelle Vermehrung, wie sie bei einigen Arten beobachtet wurde.

Zur Klärung dieser Frage ist es wichtig herauszubekommen, welche ursprüngliche Chromosomenzahl der Gattung zukommt. Dabei geht man von der Überlegung aus, daß die morphologisch einfachste Art auch zytologisch auf niederem Niveau steht.

Tabelle 1

Zahl der Chromosomen (Bivalente) (nach Christensen 1961)

A. camerani	n = 18	A. danica	n = 32
parva	n = 12	affinis	n = 36
bohemica	n = 27	bulbosa	n = 150 - 160

Der Chromosomensatz von A. camerani mit n = 18 wird als ursprüngliche Zahl zugrunde gelegt, alle übrigen Sätze werden als Verminderung oder Vervielfachung angesehen. Bei A. bulbosa wird angenommen, daß sie die Möglichkeit zur parthenogenetischen Reproduktion besitzt.

Bei den Wasserflöhen (Daphnia) reduzieren die parthenogenetischen Subitaneier ihren Chromosomembestand nicht; sie machen keine Reduktionsteilung durch und schnüren nur einen Richtungskörper ab. Die Eier bewahren so den diploiden Zustand (diploide Parthenogenese). Bei Bienen, Ameisen und Wespen entstehen Männchen aus unbefruchteten Eiern. Bieneneier machen beide Reduktionsteilungen durch und sind daher alle haploid und befruchtungsfähig (haploide Parthenogenese) (vgl. Kühn).

Omodeo (1952) vermutet n = 18 als haploiden Chromosomensatz der ursprünglichen Lumbriciden, von dem aus, vermutlich durch Centromerenverschmelzung, die anderen Formen abzuleiten sind.

Zu klären ist dann die Frage, auf welche Weise es zur parthenogenetischen Fortplanzung kommt.

Bei A. affinis beobachtet man eine normale morphologische Entwicklung von Spermatozoen. Sie verläuft weitgehend in der Leibeshöhle des Segmentes XI. Bei fortgeschrittener Reifung werden die Spermatozoen bündelweise in den Samentrichter aufgenommen.

Abb. 25: Aufsicht auf einen leeren Kokon; unten der polare Verschluß, darüber das Ausschlupfloch. 450 : 1.

Die Arten Lumbricillus lineatus und wahrscheinlich Fridericia maculata n = 45 bilden keine Spermatozoen (Christensen 1961). Bei den anderen Arten werden Samen produziert und bei der Eiablage des Kokons mitgegeben. Dabei ist nicht bekannt, ob ein Anstoß in Form von Selbstbefruchtung (Pseudofertilisation) für die Entwicklung der Eier notwendig ist.

Bei A. affinis werden Spermatozoen in den Kokons gefunden, doch besteht vorerst aus methodischen Gründen keine Möglichkeit zu überprüfen, ob die Eientwicklung mit oder ohne ihren Anstoß in Gang gesetzt wird.

Asexuelle Reproduktion wurde bei A. affinis weder in Laborzuchten noch bei Freilanduntersuchungen beobachtet.

5.4 Kokonbildung und Eiablage

Vor der Eiablage scheiden die Drüsenzellen des Clitellums eine feine, schnellerhärtende Schleimhülle ab. Diese ist am Vorder- und Hinterrand verstärkt und bleibt so elastisch, daß der entstehende Hohlraum die Eier aus der weiblichen Geschlechtsöffnung aufnehmen kann. Aus anderen Drüsen wird dazu eine eiweißhaltige Flüssigkeit in die Hülle abgegeben. Durch Rückwärtskriechen und scheuernde Bewegungen versucht das Tier die Kokonhülle langsam nach vorne abzustreifen. Beim Vorübergleiten des Kokons an der Samentaschenöffnung werden bei den thekaten Arten die gespeicherten Spermien in die Kokonflüssigkeit gepreßt. Die Hülle gleitet weiter

nach vorn bis das Tier den Vorderkörper herausziehen kann. Die elastischen Hüllenränder schnurren zusammen und es entsteht ein zitronenförmiger Kokon.

Die Kokons der untersuchten Achaeta-Arten, wie sie aus Bodenproben gewonnen werden, sind mit einer Schicht aus festem Schleim, Sandkörnchen und organischen Bestandteilen bedeckt. Christensen (1956) beschreibt den Bedeckungsvorgang bei den Gattungen Enchytraeus, Fridericia und Henlea. Hier werden die Partikel mit dem ausgestreckten Schlundkopf aufgenommen und mit Schleim aus der Pharynxregion auf der Kokonoberfläche aufgebracht.

Diese Maskierung paßt den Kokon seiner Umgebung derart gut an, daß es auch anderen Autoren schwer fiel, die Gelege der Enchytraeiden in Bodenproben zu finden. Trotz systematischer Suche blieb es in vielen Fällen dem Zufall überlassen, ob und wieviele Kokons gefunden wurden.

Reynoldson (1939, 1943) beobachtete bei den Arten Enchytraeus albidus und Lumbricillus lineatus keine Kokonbedeckung. Das Fehlen einer Schutzhülle mag in Zusammenhang mit der Lebensweise der Arten in Abwasseranlagen stehen. Über die Bedeutung der Kokonbedeckung für die Populationsdynamik vgl. Kapitel Populationsökologie.

Eier je Kokon

Die Abmessungen eines Kokons sind weitgehend abhängig von dem Durchmesser des Elterntieres. Aber selbst bei ein und demselben Tier sind Form und Größe nicht konstant.

Die Größe der gefundenen Kokons von A. affinis schwankt in der Länge zwischen 0,26 und 0,96 Millimetern und in der Breite zwischen 0,24 und 0,70 Millimetern.

Die Zahl der Eier in einem Kokon schwankt unabhängig von der Größe des Kokons zwischen einem und achtzehn Eiern. Die Größe der Eier, die von dichtem Nährmaterial umgeben sind, variieren ihrerseits in Größe und Form.

Tabelle 3

Größter Eidurchmesser (mm)	0,09	0,10	0,11	0,12	0,13
Maximale Eizahl	1	5	5	6	1

Reynoldson findet bei der größeren Art Lumbricillus lineatus ovale Kokons mit einem durchschnittlichen Größenverhältnis von 1,1 mm mal 0,75 mm und gibt Schwankungen von 1,3 bis 0,9 mm Länge und 0,9 bis 0,56 mm Breite an.

Fertilität

Der Prozentsatz an fertilen Eiern läßt sich bei dieser Art nicht direkt bestimmen, da die Oberfläche des Kokons lange Zeit undurchsichtig ist und daher auch im durchfallenden Licht keine Eizählung zuläßt. Die Untersuchung von annähernd schlupfreifen oder während des Auslesevorganges geöffneten Kokons gaben einen Einblick in das Entwicklungsprozent abgelegter Eier. Dabei ließ sich feststellen, daß offenbar nur ein kleiner Teil der abgelegten Eier zur Entwicklung kommt. In mehreren untersuchten Kokons entwickelte sich nur ein Jungwurm, während die restlichen Eier ohne Zeichen von Differenzierungen in frühen Entwicklungsstadien verblieben. Es ist also nicht jedes Ei voll entwicklungsfähig, und die sich früh in Entwicklung befindlichen Embryonen ernähren sich von den zurückgebliebenen Eiern. Diese Beobachtung wird durch die Tatsache gestützt, daß leere Kokons in keinem Fall Eiweißreste oder abgestorbene Eier enthielten. Jungwürmer, die kurz vor dem Schlüpftermin entnommen und in heißer Bouin-Lösung fixiert wurden, besitzen eine durchschnittliche Länge von 0,8 bis 0,9 Millimetern.

5.5 Embryonalentwicklung

Die Eier in den Kokons sind im Vergleich zu dem Körper des Muttertieres groß und ausgesprochen dotterreich.

Sie liegen zu mehreren (bis zu 18) in der eiweißhaltigen Flüssigkeit des Kokons. Bei der Beobachtung in Agarzuchtschalen kann man amöboide Bewegungen feststellen, die offensichtlich mit der Lageveränderung des Plasmas bei dem Entwicklungsablauf zusammenhängen.

Die Furchung verläuft im allgemeinen total und inäqual nach dem charakteristischen Modus der Spiralfurchung. Dieser Furchungstyp verbindet die Oligochaeten mit den Polychaeten und Hirudineen und mit den übrigen Spiraliern (Kaestner 1965). Im Gegensatz zu den Polychaeten, bei denen eine Larve, die Trochophora, gebildet wird, bilden die Oligochaeten niemals eine Wimpernlarve aus.

Die Entwicklung beginnt mit einer Blastomerendetermination, wobei in 2 Zellteilungsschritten 4 Makromeren entstehen. Die aus Makromeren durch nachfolgende Teilung hervorgegangenen Mikromeren bilden jeweils ein Quartett. Nach der 4. Mikromerengeneration ist die Furchung beendet. Die Keimscheibenhälften gehen dann streifenartig aus 5 Teloblasten hervor, von denen 4 aus der 2d-Zelle entstanden sind. Sie bleiben längere Zeit an der Oberfläche liegen und erzeugen im medianen Bereich die Anlage des Bauchmarkstranges. Aus seitlichen Teloblasten entsteht die Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches. Auf jeder Körperseite sprossen eine Reihe von Mesoblasten vor, die Abkömmlinge der 4d-Zelle sind. Sie schieben sich unter den Keimstreifen und bilden im weiteren Verlauf Cölomhöhle und Längsmuskulatur. Durch Zusammenwachsen der Seitenteile des Keimstreifens um Darm und Mesoblast entsteht der zylindrische Körper des Wurms.

5.6 Schlüpfvorgang

Zur Beobachtung des Schlüpfvorganges wird die Kokonoberfläche vorsichtig von den anhaftenden Boden- und Schleimpartikeln befreit. Durch die transparente Hülle erkennt man den jungen Wurm, der sich bei Beleuchtung heftig bewegt. Ein Kokon enthält selten mehr als 2 Würmer.

Ähnlich wie von Reynoldson (1939) für die in Abwasseranlagen lebende Art Lumbricillus lineatus beschrieben, findet nach vorangegangenen Suchbewegungen ein Festsetzen an einer Stelle der Innenfläche des Kokons statt. Hier wird mit heftigen Stoßbewegungen, offenbar unter Zuhilfenahme des Mundapparates, ein Öffnen der Hülle vorbereitet. Dabei scheint es keine präformierte Stelle für das Ausschlüpfen zu geben, wie es von Reynoldson beobachtet wurde. Die Schichtdicke in der Nähe der Pole scheint sogar größer zu sein als an den übrigen Wänden. Keineswegs selten schlüpfen dann Jungtiere asymmetrisch in Äquatornähe.

Das Schlüpfloch ist deutlich von Kanten begrenzt, die wie von einem scharfen Werkzeug bearbeitet erscheinen. Vom Aufbau der Hülle aus bis zu 7 Schleimschichten ist bei diesem Anschnitt nichts zu erkennen (Abb. 25).

Von Jungtieren verlassene Kokons enthalten keine Reste von Hüll- oder Eiweißsubstanzen. Offensichtlich resorbieren die sich zuerst entwickelnden Würmer alle verfügbaren Nährstoffe.

5.7 Generationsdauer

Die geringe Zahl im Freiland gefundener und in Laborzuchten abgelegter Kokons läßt nur vorsichtige Schlüsse auf die Generationsdauer unter natürlichen Verhältnissen zu. Die Lebensdauer von Tieren, die in Agarzuchten geschlüpft sind, beträgt in vielen Fällen mehr als 12 Monate. Als begrenzend erwiesen sich nur äußere Faktoren wie Austrocknung der Agarscheibe oder Nahrungsmangel.

In geeigneten Versuchsgefäßen läßt sich im Freiland ein Überwintern der Tiere beobachten. Es ist anzunehmen, daß die im Herbst geschlüpften Würmer, nach einer Reifezeit im Frühjahr mit dem Ablegen von Kokons beginnen.

Schmidegg (1938) fand bei einer nicht determinierten Enchytraeiden-Art aus den Nordtiroler Kalkalpen eine Lebensdauer bis zu 288 Tagen und gibt als einen vermuteten Durchschnittswert einen Zeitraum von 8 - 10 Monaten an.

In den feucht-kühlen Fichtenbeständen besteht daher die beste Möglichkeit zu einer kontinuierlichen Generationsfolge. Da Laborzuchten mit ihren weitgehend gleichbleibenden Umweltbedingungen nur Hinweise geben, wird auf die Ergebnisse aus dem Freiland verwiesen (vgl. Populationsdynamik).

5.8 Ernährung und Nahrungsstoffe

Die Nahrungsaufnahme läßt sich unter dem Stereomikros-

kop nur schwer beobachten, da die Mundöffnung unter dem Kopflappen verborgen ist. Eine günstige Beobachtungssituation erreicht man bei Betrachtung durch die Agarschicht im Boden des Zuchtgefäßes. Um die Tiere ungestört beobachten zu können, verwendet man durchfallendes Licht.

In der lichtabgewandten Seite eines Erdpartikels führt der Wurm deutliche Suchbewegungen mit dem Kopflappen aus, um schließlich Kontakt mit einzelnen Partikeln aufzunehmen. Die Mundöffnung umschließt die locker auf der Unterlage befindlichen Bestandteile und nimmt sie in die Mundhöhle auf. Anhaftende Nahrungsteile werden längere Zeit umschlossen, wobei ungeklärt bleibt, in welcher Weise die Schableiste am Mundboden bei der Lostrennung von Bestandteilen Verwendung findet. Vor einer Nahrungsaufnahme konnte ein Ausstoßen von Speichel oder enzymhaltiger Flüssigkeit niemals beobachtet werden. Körperflüssigkeit wird nur dann über den Kopfporus abgegeben, wenn räuberische Bodentiere abgelenkt oder abgeschreckt werden sollen.

Die Saugwirkung des dorsalen Schlundkopfes läßt sich bei Tieren unter angemessenem Druck eines Deckglases gut beobachten. Von ventral erkennt man das tonnenförmige Gebilde wie es von einer großen Anzahl von Muskelzügen zwischen der Mundhöhle und dem Segment 5 kräftig hin und her bewegt wird. Luftblasen oder Bodenpartikel, die in der Mundöffnung liegen, geraten in den durch die Bewegung erzeugten Sog und gleiten durch die Pharynxhöhlung in den Ösophagus. Von nachfolgenden Par-

tikeln werden sie in den Bereich des Flimmerepithels des Darmes geschoben und gelangen mit Hilfe der Peristaltik in den Mitteldarm.

Die Veränderung der aufgenommenen Bestandteile im Darm scheint gering zu sein. Die Kotaggregate sind in Färbung und Struktur nicht von dem Ausgangsmaterial zu unterscheiden.

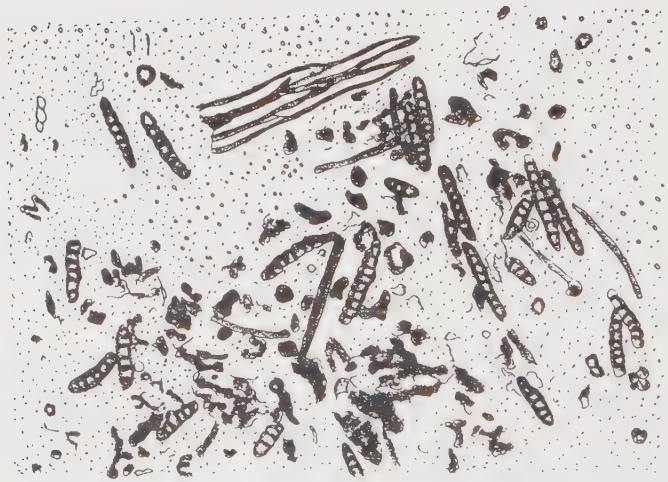

Abb. 26: Darminhalt in Schleim eingebettet; gegliederte blau-grüne Algen (Cyanophyceen) zwischen Pilzhyphen und Mooswandelementen.

5.8 Nahrungsstoffe

Über die Nahrungsbiologie liegen noch keine zusammenfassenden Untersuchungen vor. Die wenigen Beobachtungen finden sich in einer Vielzahl von Veröffentlichungen. Sie unterscheiden sich zudem nach unterschiedlicher Zuverlässigkeit.

(Vejdovsky 1879, Jegen 1920, Stephenson 1930, Reynoldson 1939, O'Connor 1957, Dougherty und Solberg 1960, 1961, Kühnelt 1961, Zachariae 1963).

In der Familie der Enchytraeiden ist Enchytraeus albidus offensichtlich die einzige Art, die in und um tote Fische und Seevögel als Aasfresser bekannt ist. Jegen (1920) beobachtete eine große Zahl von Enchytraeiden unbekannter Art bei den Wurzeln nematodenbefallener Erdbeeren. Er behauptet, daß diese Enchytraeiden phytopathogene Wurzelnematoden abtöten können. Sie dringen in die Wurzel ein und sammeln sich dort, wo sich Nematoden aufhalten. Durch ihre Einwirkung werden diese in eine flüssige Masse verwandelt und dann aufgesogen. Jegen will weiter beobachtet haben, "daß nicht nur abgestorbenes Pflanzenmaterial, sondern selbst die von den Exkreten der Enchytraeiden getroffenen Nematoden aufgelöst wurden". Die übrigen Vertreter gehören überwiegend zu den Mikrophytophagen.

Die bisherigen Angaben über die Ernährung der Enchytraeiden beruhen meist auf Analysen des Darminhaltes. Es kann auf diesem Wege jedoch keine endgültige Ant-

wort über das Futterwahlvermögen gegeben werden. Die Tiere werden durch die Probeentnahmen im Freiland von den spezifischen Nahrungsquellen entfernt und haben in der Zeit der Lagerung der Proben keine Möglichkeit neue Futterstellen aufzusuchen.

Zur Beurteilung der direkten Abbauleistung bietet die mikroskopische Betrachtung gute Vergleichsmöglichkeiten. Um Sekundärwirkungen auszuschließen, wurden Darmanalysen nur bei frisch ausgelesenen Tieren vorgenommen.

Der Darminhalt solcher Tiere bestand im wesentlichen aus Pflanzenresten, Pilzhyphen und Silikatpartikeln. Dabei kann im organischen Pflanzenmaterial Leitgewebe, Mesophyll und Epidermis in unterschiedlichem Zersetzungsgrad vorhanden sein. Neben kleinen Holzteilen findet man Teile von Pilzgeflechten und silikatischen Mineralpartikeln. Bei den Tieren, die aus Fichtenwaldböden stammten, enthielt der Darm außerdem eine wechselnde Anzahl von Schleimkugeln, in die blaugrüne Algen eingeschlossen waren (Abb. 26).

Die Cyanophyceen bedecken in dichtem Rasen die in Zersetzung befindlichen Holzteile und Rindenabschnitte, welche auf dem Boden liegen oder bereits in die oberen Schichten des Bodens eingearbeitet sind.

Diese Blaualgen werden als ursprünglichste Bildner organischer Substanz angesehen. Als photoautotrophe Pflanzen sind sie außerdem Produzenten von Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen. Ihnen kommt als Energielieferan-

ten der oberen Bodenschichten besondere Bedeutung zu (Schwabe 1963).

Reynoldson (1939) gelang es die Art Lumbricillus lineatus, die in Kläranlagen von Algen lebt, auch in der Zucht mit gekochten Stücken der Blaualgenart zu vermehren. Bei der Untersuchung von limnischen Oligochaeten beobachtet v. Bülow (1957) im Cyanophyceenfeuchtsand der Kieler Bucht unter den am zahlreichsten vertretenen Formen drei Enchytraeidenarten.

Neuere Untersuchungen von Nielsen (1962) über die Karbohydrasen laub- und bodenbewohnender Wirbelloser brachte die Erkenntnis, daß bei den 4 untersuchten Enchytraeidenarten keine Enzyme zum Abbau von Strukturpolysacchariden von höheren Pflanzen vorhanden sind. Dies scheint auch für eine große Gruppe von Bodentieren zuzutreffen, die als Primärzersetzer eingereiht wurden. Daher muß man annehmen, daß die Erstzersetzung von Pflanzenmaterial in hohem Maße der Bodenmikroflora zukommt. Die Gruppe der tierischen Erstzersetzer besteht somit in Wirklichkeit aus Primärkonsumenten, die die Mikroflora als Nahrungsquelle benützen.

Es war daher anzunehmen, daß Bakterien und Aktinomyceten bei der natürlichen Nahrung von A. affinis eine wesentliche Rolle spielen. Die Pflanzenreste, die beim Durchwandern des Darmes offensichtlich keine Strukturveränderung durchmachen, müssen daher einen hohen Anteil an Mikroorganismen beherbergen.

Zur Anreicherung dienten Nährböden (Nähragar nach

Müller und Steinweg, Bodenextraktnähragar und Biomalzagar). Es erwies sich nach einigen erfolgversprechenden Vorversuchen jedoch als überaus schwierig, die Nährböden über eine ausreichend lange Zeit als Nahrungsquelle für die Enchytraeiden intaktzuhalten. Für die Haltung der Tiere muß jedoch Nahrungsangebot und Konsistenz des Agars ausreichend sein. Offensichtlich wird Nahrung ohne Strukturelemente nur ungern aufgenommen.

Andererseits ist es gelungen (Dougherty und Solberg 1960) Enchytraeus fragmentosus, eine Art die sich asexuell durch Fragmentation vermehrt, in Agarschrägröhrchen mit Haferflocken und einer reinen Kultur von Escherichia coli zu züchten. In einem weiteren Versuch gelang es, diese Art auf Nähragar und mit erhitztem Lamm-Leberextrakt zu vermehren und für viele Generationen zu erhalten.

Um die Bedeutung der mit den Nahrungsteilchen aufgenommenen Mikroorganismen besser einordnen zu können, wurden Präferenzversuche mit sterilisiertem Futter ausgeführt.

Als Versuchsbehälter diente ein Gipsblock, in den 6 quadratische Kammern eingelassen sind. Diese werden mit einer dunklen Scheibe abgedeckt, In den einzelnen Kammern wurde wechselweise behandelte und unbehandelte Bodenteilchen mit Blaualgenrasen ausgelegt. Die Versuchsanordnung lag auf feuchtem Sand und bei einer Temperatur von 12 - 15° C im Brückenthermostaten.

Tabelle 2

Präferenzversuche mit sterilisierter Nahrung

	in unmittelbarer Nähe von Futterstücken gefundene Tiere in Prozent der Gesamtzahl			
	autoklaviert (1 Std., 105°C)	UV-bestrahlt (30 min)	unbehandelt	insges.
Achaeta affinis				
juvenil	12	15	21	35
geschl.r.	12	15	21	35
Achaeta eiseni				
juvenil	10	19	17	30
geschl.r.	9	12	10	10
Cognettia sphag.	32	48	60	20

Unterschiede lassen sich offensichtlich mit der Art der Sterilisation korrelieren. Bei dem hocherhitzten Nahrungsangebot veränderte sich die Qualität des dargebotenen Materials offenbar so grundlegend, daß keine echte Wirkung auf die Tiere ausging. Bei UV-sterilisiertem Futter war ein höherer Prozentsatz festzustellen. Bodenbürtige Blaualgen sind gegen UV-Bestrahlung widerstandsfähiger als die meisten begleitenden Organismen. Deshalb gelingt es auch sie in Reinkultur zu züchten. Inwieweit sekundäre Einwirkungen, wie Lichteinfall oder temperaturbedingte Veränderungen der Bewegungsaktivität Einfluß haben, läßt sich nicht entscheiden.

6.0 Ökologie

6.1. Methodik

Laborbeobachtungen wurden in den oben beschriebenen Agarzuchtschalen durchgeführt. Als notwendige Voraussetzung erwies sich ein ausgewogenes Nahrungsangebot mit der dem natürlichen Standort entsprechenden Mikroflora. Die Beobachtungen erfolgten während des ganzen Jahres um indirekte Einflüsse auf die Kulturen auszuschalten. Die Gefäße waren in den verschiedenen Temperaturbereichen eines Brückenthermostaten untergebracht.

6.2 Entwicklungs- und Lebensdauer in Abhängigkeit von der Temperatur

Die Entwicklung eines Jungwurmes bis zum adulten Tier dauert unter Laborbedingungen (15° C) zwischen 7 und 15 Tagen.

Die von Reynoldson (1939, 1943) untersuchten Arten Lumbricillus lineatus und Enchytraeus albidus brauchen für ihre Entwicklung rund 16 Tage bzw. 24 Tage bei optimalen Laborbedingungen von 18° C. Ihr Lebensraum in Abwasseranlagen bietet ihnen für diesen Zyklus eine jährliche Durchschnittstemperatur von 10° C.

Die Resultate von Ivleva (1953) wurden für die Art Enchytraeus albidus bei der optimalen Labortemperatur von 18° C ermittelt. Sie fand eine Entwicklungsdauer von 12 Tagen.

Die Temperatur besitzt also einen bedeutenden Einfluß auf die Reproduktion der Enchytraeiden.

Der Temperaturbereich, in dem sich Lumbricillus lineatus vermehrt, liegt zwischen 7° C und 20° C, für Enchytraeus albidus zwischen 5° C und 25° C.

Bei Achaeta affinis ist der Temperaturbereich für einen Entwicklungsvorgang im Labor von 4° C und 20° C begrenzt. Zwischen den Temperaturen von 20° C und 25° C ist offensichtlich für die Embryonal- und Reifeentwicklung die Letalzone erreicht.

Große Schwierigkeiten bei der Untersuchung von Enchytraeiden bereitet ihre Empfindlichkeit gegen Austrocknung. In wasserdampfgesättigter Luft erleiden sowohl die Würmer als auch ihre Kokons irreversible Schäden durch den raschen Verlust an Feuchtigkeit. Beobachtungsgefäße und Zuchtschalen müssen deshalb die Möglichkeit bieten, den Wasserverlust der Tiere durch Kontakt mit feuchten Bodenpartikeln auszugleichen. In Gefäßen, in denen ein Überangebot an Wasser durch glänzende Feuchtigkeitsmenisken zwischen den Humusteilen sichtbar war, gelang keine Entwicklung von Kokons und keine Dauerzucht von Würmern. Die Aufrechterhaltung eines Feuchtigkeitsoptimums für terrikole Enchytraeiden, zu denen die "xerophile" Art A. affinis gehört, kann vorerst nur in abgeschlossenen Zuchtgefäßen gewährleistet werden, die zur Regulation einen halbfesten Wasserspeicher in Form von Agar besitzen. Andererseits ist dieses Medium zu dicht, um kleineren Arten mit ausgeprägter Thigmotaxis Unterschlupf zu gewähren. Es bleibt vorerst nur die Möglichkeit, den Faktor Feuchtigkeit im Bereich von 100% relativer Luftfeuchte in geschlossenen Gefäßen über längere Zeit aufrechtzuerhalten.

6.3 Abhängigkeit der Aktivität von der Temperatur

Die Bodentemperatur beeinflußt das Bodenleben auf ver-

schiedene Weise. Dabei ist bei den Bodentieren das Vermögen, große Temperaturunterschiede zu ertragen, sehr unterschiedlich ausgebildet. Hohe Temperaturen üben im allgemeinen einen empfindlichen Einfluß aus. Viele Bodentiere meiden bereits Erwärmungen auf über 15° bis 20° C.

Größere Temperaturschwankungen finden wir in trockenen, sandigen Rohböden, während feuchte und daher gut bewachsene Böden geringe Unterschiede aufweisen. Mit der Tiefe bildet sich ein abfallendes Temperaturgefälle, sodaß in vielen Böden für die Tiere die Möglichkeit gegeben ist, sich durch vertikale Wanderungen der erhöhten Temperatur zu entziehen.

Bei jenen Bodentieren, die wie die Enchytraeiden an hohe Feuchtigkeit gebunden sind und im Gegensatz zu den Arthropoden keine Schutzeinrichtung gegen osmotische Veränderungen in der Umwelt und Austrocknung besitzen, spielt die Ortsveränderung eine wesentliche Rolle.

In der Bewegungsaktivität unterscheiden sich die einzelnen Enchytraeidenarten, die bisher untersucht wurden, oft recht erheblich. Die Anwendung der Ausleseapparate von Nielsen (1952/53) und O'Connor (1955/62) geht von der Annahme aus, daß die im Boden lebenden Enchytraeidenarten unter dem Einfluß von Feuchte- und Temperaturgradienten in gleicher Weise zu Bewegungsaktivität angeregt werden. Schon in den Vorversuchen zeigte sich eine Differenzierung zwischen beweglicheren Gattungen mit höherentwickelten Formen und jenen trägen, meist einfach gebauten Arten.

Methodik

Eine direkte Messung der Bewegungsaktivität bereitet wegen der geringen Größe der Tiere beachtliche Schwierigkeiten. Eine Beobachtung unter dem Mikroskop ist wegen der für eine Vergrößerung notwendigen Abdeckung und der hohen Lichtempfindlichkeit nicht möglich. Um die natürlichen Lebensbedingungen zu erhalten, wurde ein indirektes Verfahren angewendet.

Als Versuchsbehälter eignen sich farblose Plastikbecher (Joghurtbecher), die zur Hälfte mit feinem Künstlergips ausgegossen sind. Der durchbohrte Boden ragt in einen gleich großen mit Wasser gefüllten Becher, sodaß direkte Feuchtigkeitsleitung besteht. Über den Gipsblock schichtet man mehrere Lagen aus feuchtem Quarzsand (Durchmesser 2 - 3 Millimeter), die untereinander durch Müllergaze getrennt sind. Die obere Lage ist mit schwarzem Kohlefilterpapier gegen Lichteinfall geschützt. Über dem Versuchsgefäß steht eine Lampe mit einer 60 Watt Birne. Die Temperaturmessung in der oberen Quarzschicht erfolgt mit einem seitlich eingeführten Quecksilberthermometer.

Die frisch ausgelesenen Tiere werden im Kühlschrank auf gleiche Temperatur abgekühlt. Je 30 Exemplare werden in die obere Quarzsandschicht übertragen. Nach unterschiedlich langer Wärmeeinwirkung erfolgt die Auszählung der Würmer, die die untere Schicht erreicht haben.

Tabelle 4

Beziehung zwischen Temperatur und Bewegungsaktivität

In der unteren Lage gefundene Exemplare in % der Gesamtzahl

Temp.°C obere Lage	Einwirkg. dauer (min)	A.affinis	A.eiseni	Cogn.sphag.	Mar.clav.
22,0	15	0	0	0	0
25,5	30	4	3	18	28
29,5	60	16	18	47	67
34,0	120	31	43	86	88
39,5	180	58	64	93	97

Tabelle 5

Anteil der Arten an der Gesamtpopulation in Prozent

Probefläche	E 2	E 4	G 2	G 1	G f
Achaeta affinis	20	10	25	15	17
Achaeta eiseni	5	3	9	4	7
Cognettia sphag.	40	18	48	38	52
Marionina clav.	33	33	12	10	18

Als Ergebnis läßt sich feststellen, daß A. affinis zu den Arten gehört, die eine von der Temperatur nicht ausschließlich beeinflußte Bewegungsaktivität besitzen. Dagegen läßt die Wanderungsaktivität der größeren Arten (Cognettia

sphagnetorum, Marionina clavata) eine sehr hohe Ausbeute bei den automatisierten Ausleseverfahren erwarten. Man wird bei genauen biologischen und populationsdynamischen Fragestellungen auch in Zukunft nicht auf die zeitaufwendige Handauslese verzichten können, besonders aber bei jenen Arten, die auf Grund ihrer Form und Größe zu den wenig beweglichen steifen Kleinenchytraeiden zählen.

7.0 Populationsdynamik (Gradologie)

7.1/7.2 Bestandsbeschreibung und Methodik

Die Kiefernbestände G 1 und G 2 in der Nähe von Geisenfeld liegen auf der ersten Geländestufe, die von der Donauniederung ins tertiäre Hügelland überleitet. Der geologische Unterbau entstammt der oberen Süßwassermolasse, das Relief bildete sich im Pliocän.

Der ca. 60 Jahre alte Bestand G 1, in dem in den vergangenen Jahrzehnten schwere Schädlingsvermehrungen des Kiefernspanners (Bupalus piniarius L.) und der Forleule (Panolis flammae Schiff.) auftraten, stockt auf einem leicht wasserdurchlässigen kalkfreien Sand mit sehr geringem bindigen Anteil. Über diesem liegt eine bis 8 Zentimeter dicke rohhumusartige Moderschicht, die stark verpilzt ist. Die wenigen Moosarten (Pleurozium schreberi, Plagiothecium undulatum, Dicranum scoparium, Hylocomium splendens) bilden eine lückige Bodenbedeckung.

Der höher gelegene Bestand G 2 besitzt einen Boden mit

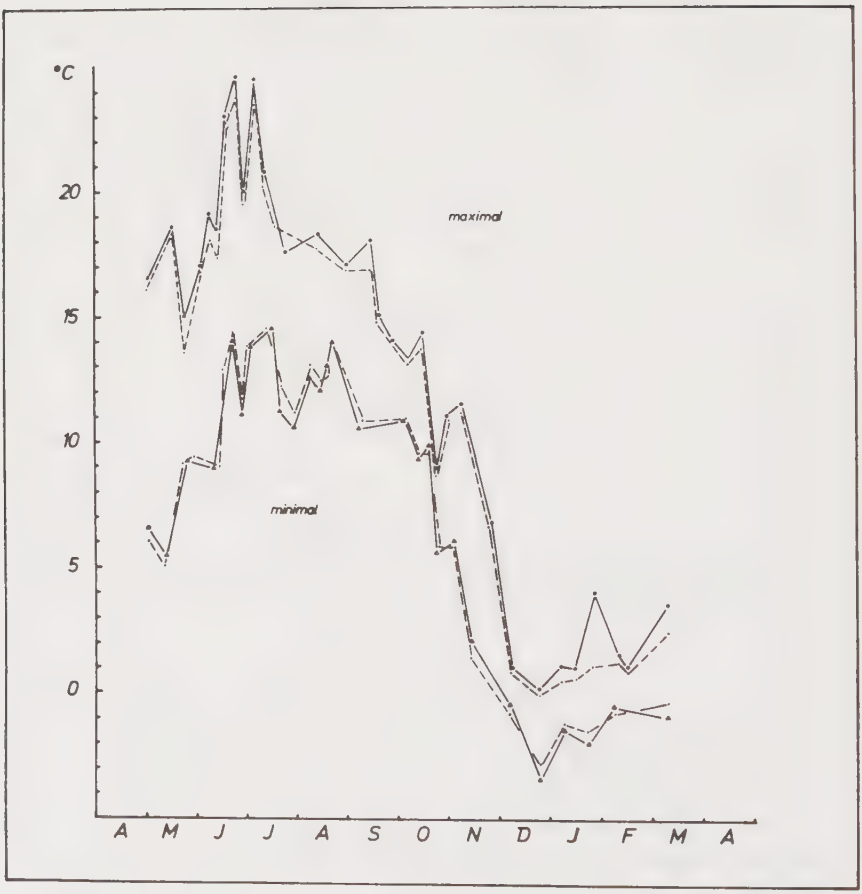

Abb. 27: Jahreszeitliches Temperaturprofil. Minimale und maximale Temperatur in 2 cm Bodentiefe in den Kiefernbeständen G 1 und G 2 (1967/68). Bestand G 1 ausgezogene Linie, Bestand G 2 gestrichelte Linie.

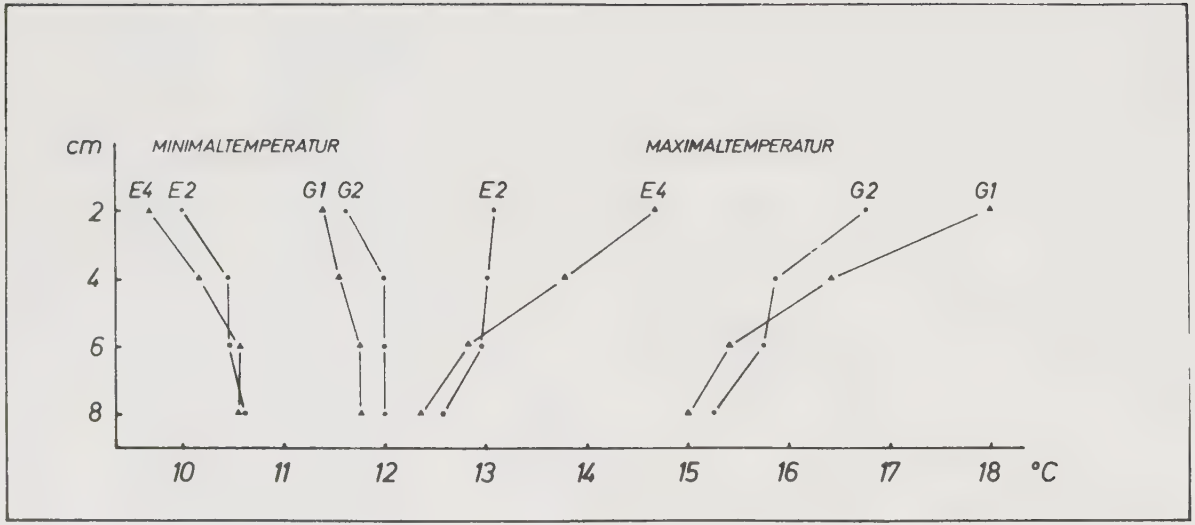

Abb. 28: Gemittelte Extremwerte in 4 Versuchsflächen im Zeitraum von April bis Oktober 1968

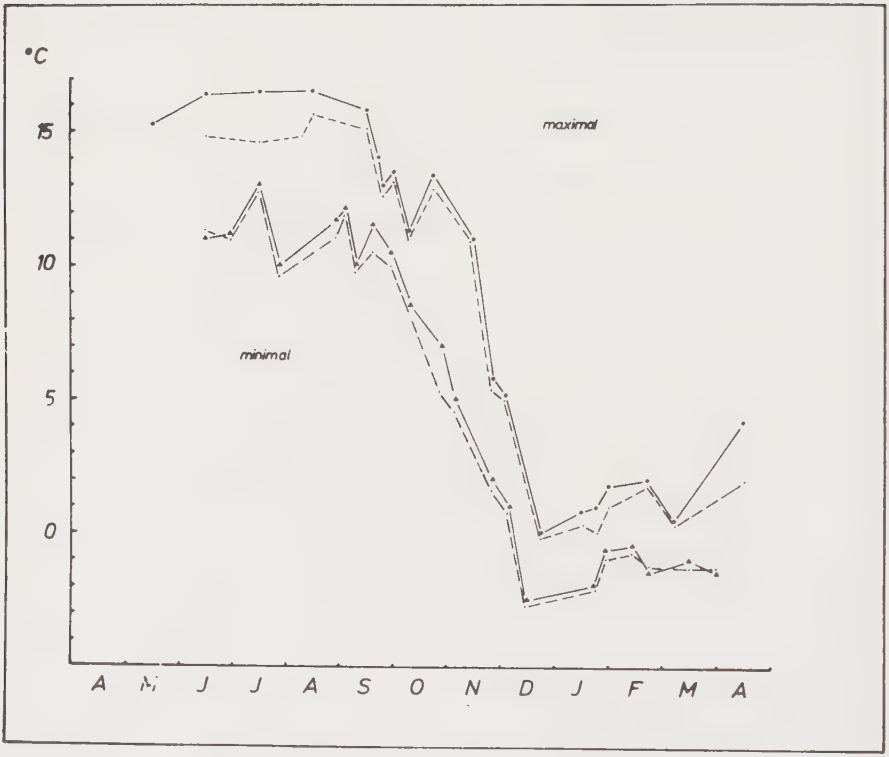

Abb.29: Jahreszeitliches Temperaturprofil. Minimale und maximale Temperatur in 2 cm Bodentiefe in den Fichtenbeständen E 2 und E 4 (1967/68). Bestand E 2 gestrichelte Linie, Bestand E 4 ausgezogene Linie.

umgelagertem Feinlehm, der eine höhere Bindigkeit bewirkt. Er ist durch einen geringen Kalkgehalt und eine stärkere Verdichtung gekennzeichnet. Der Boden wird abgedeckt von Vaccinium myrtillus und Melampyrum silvaticum. Daneben findet man Moose (Polytrichum attenuatum, Pleurozium schreberi) und einige Gräser.

Die Vergleichsbestände auf der Münchener Schotterebene liegen im Ebersberger Forst (Forstamt Eglharting). Die ca. 70-jährigen Fichtenbestände stocken auf diluvialen Schotterböden mit einem hohen Anteil an fluviatilen Lehmen. Den Boden bedeckt eine Moosschicht (Polytrichum attenuatum, Mnium punctatum, Plagiochila asplenoides) zusammen mit einigen Gräsern und Heidelbeerstöcken. In jedem Bestand wurden über den Versuchszeitraum mehrmals im Monat mit Maximum-Minimum-Bodenthermometern die Temperaturwerte der oberen Bodenschichten gemessen. Das Temperaturprofil setzt sich aus Messungen in Bodentiefen von 2, 4, 6 und 8 cm zusammen. Auf diese Weise war es möglich, die Temperaturänderungen in den bestandesweise unterschiedlich hohen Auflagen organischen Materials mit den Populationsschwankungen in Beziehung zu setzen. Zusätzlich wurden während einer Vegetationsperiode Temperaturmessungen mit Widerstandsthermometern (PT 100) und automatischer Registrierung (Polycomp-Schreiber) im Boden bewachsener und unbewachsener Versuchsflächen durchgeführt (Abb. 27, 28, 29, 30).

Nach einer unvorhergesehenen starken Durchforstung im disponierten Bestand E 1, die irreversible Veränderungen in der Dominanz und Abundanz der Bodentiere, beson-

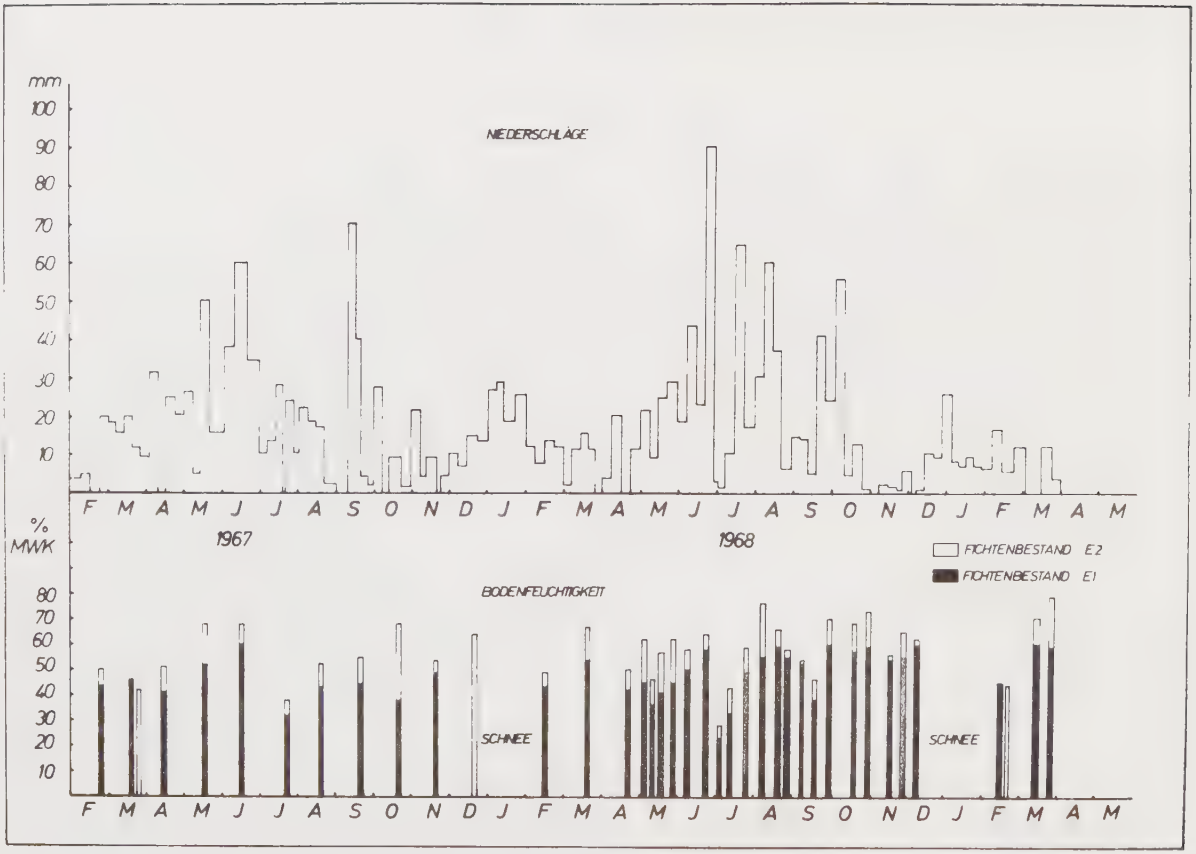

Abb. 30: Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit in den Beständen E 1 und E 2.

ders der Enchytraeiden, mit sich brachte, dienten die hier gewonnenen Ergebnisse als Vergleichsmaßstab für die intensiv untersuchten bewachsenen (E 2) und unbewachsenen (E 4) Versuchsflächen im nicht disponierten Fichtenbestand. Hier ergaben sich dann auch deutlichere Kennzeichen für die populationsdynamischen Veränderungen in Abhängigkeit von Umweltfaktoren, die den Jahresgang beeinflussen.

Aus den Nadelwaldbeständen im Ebersberger Forst und im Geisenfelder Forst wurden monatlich 50 Einzelproben von 4 cm Tiefe und 2,5 cm Durchmesser (Volumen von 20 ccm) entnommen und zu einer Mischprobe vereint. Aus dieser Probe wurden jeweils in 10 Portionen à 40 ccm geteilt und im Ofen bei 110° C getrocknet. Die Abkühlung erfolgte im Exsikkator. Die Gewichtsdifferenz wurde zur Sättigungsgrenze (MWK) in Beziehung gesetzt (vgl. auch Tabellen in Schwenke et al. 1970). Die Niederschlagswerte wurden den amtlichen Tafeln für die Beobachtungsstationen Geisenfeld und Scheyern entnommen.

Zusammen mit der Messung der Bodentemperaturen wurde in monatlichen Abständen die Besatzdichte der Enchytraeidenpopulation bestimmt. Aus jeder Versuchsfläche wurden 6 - 12 Bodenproben mit einem Stechzylinder entnommen und einzeln ausgewertet. Die Bodentiefe betrug 6 Zentimeter, das Gesamtvolumen 30 Kubikzentimeter. Durch die Entnahme der Proben aus einheitlichen Versuchsquadraten (Kantenlänge 1,50 m mal 1,50 m) sollte gleichzeitig die kleinräumliche Verteilung ermittelt

werden. Die Stichproben wurden nach Darstellung von Mittelwert und Streuung auf eine Probeflächengröße von einem Quadratmeter umgerechnet.

7.3 Abundanz- und Populationsschwankungen

Wenn man die Individuendichte einer Art auf eine bestimmte Flächen- oder Volumeneinheit bezieht, erhält man ein absolutes Maß über Zahl und Masse einer Lebensgemeinschaft.

Genaue Abundanzwerte hängen unter anderem von einer gleichmäßigen Verteilung der Art in ihrem Lebensbereich ab. In Fällen, in denen die Individuen ungleichmäßig gehäuft auftreten, muß eine größere Zahl von parallelen Proben entnommen werden.

Zusätzliche Schwierigkeiten ergeben sich aus der Tatsache, daß die Zahl der Tiere während eines Jahres heftig fluktuiert. Um verläßliche Vergleiche anstellen zu können, sollten immer hohe Individuenzahlen mit korrelierbaren Spitzenwerten und Depressionen mit Unterbesetzungen verglichen werden. Um diesen Anforderungen zu genügen, müssen Daten über mindestens ein Jahr vorliegen.

Die jahreszeitlichen Populationsschwankungen sind den graphischen Darstellungen zu entnehmen (Abb. 31 a, b, c, Abb. 32 a, b, Abb. 33 a, b, c, Abb. 34 a, b). An ihnen läßt sich sowohl für die gesamte Population als

auch für die einzelnen Bodenschichten eine Tendenz zu einem deutlichen Frühjahrs- und Herbstmaximum feststellen. Es ist deutlicher ausgeprägt in gleichmäßig feuchten Waldbeständen (E 2 und G 2), die durch eine bodenbedeckende Vegetationsschicht geschützt sind. Wenn man die kurzzeitigen Schwankungen und die jährlichen Populationsveränderungen berücksichtigt, lassen sich drei Abschnitte unterscheiden:

a) Abschnitt März bis Juni: die durch kurze Schwankungen unterbrochene Populationslinie erreicht ihr Frühjahrsmaximum

b) Abschnitt Ende Juni bis Mitte Juli: die Population erreicht deutlich ein kurzfristiges Minimum

c) Abschnitt August bis Februar: die Zahl der juvenilen Würmer nimmt stetig zu, unterbrochen von kurzzeitigen Veränderungen, mit Anstieg der Temperatur im Frühjahr wird ihr Maximum erreicht.

Dabei enthält die Humuslage die größte Zahl von Tieren. Die Streuschicht ist dem starken Einfluß von unmittelbar einwirkenden begrenzenden Umweltfaktoren ausgesetzt, während die Individuen im Mineralboden mit zeitlicher Verzögerung mit populationsverändernden Bewegungen reagieren.

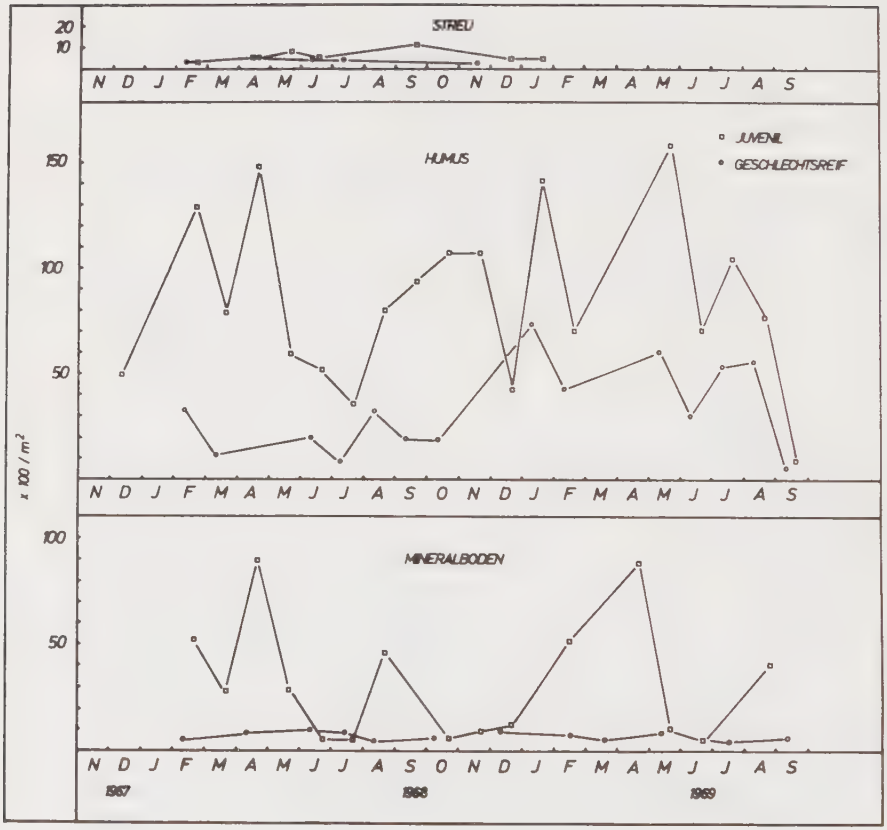

Abb. 31 a: Populationsschwankungen und Individuenzahl pro Quadratmeter von A. affinis in der Versuchsfläche Fichtenbestand E 2.

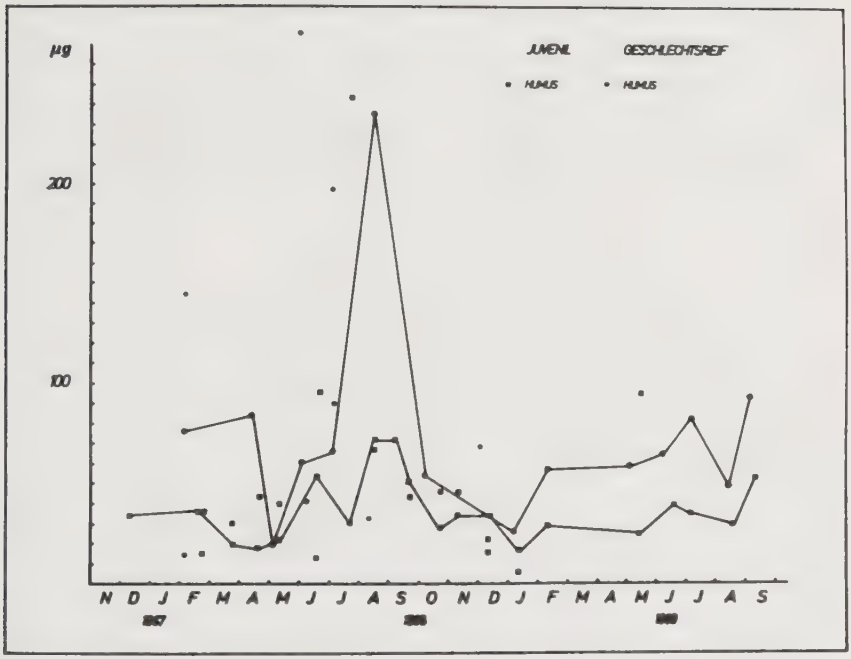

Abb. 31 b: Schwankungen des Durchschnittsgewichtes der Individuen von A. affinis in der Versuchsfläche Fichtenbestand E 2.

Der Vergleich von Populationsschwankungen mit der jahreszeitlichen Veränderung von Temperatur und Bodenfeuchte zeigen deutlich korrelierbare Tendenzen.

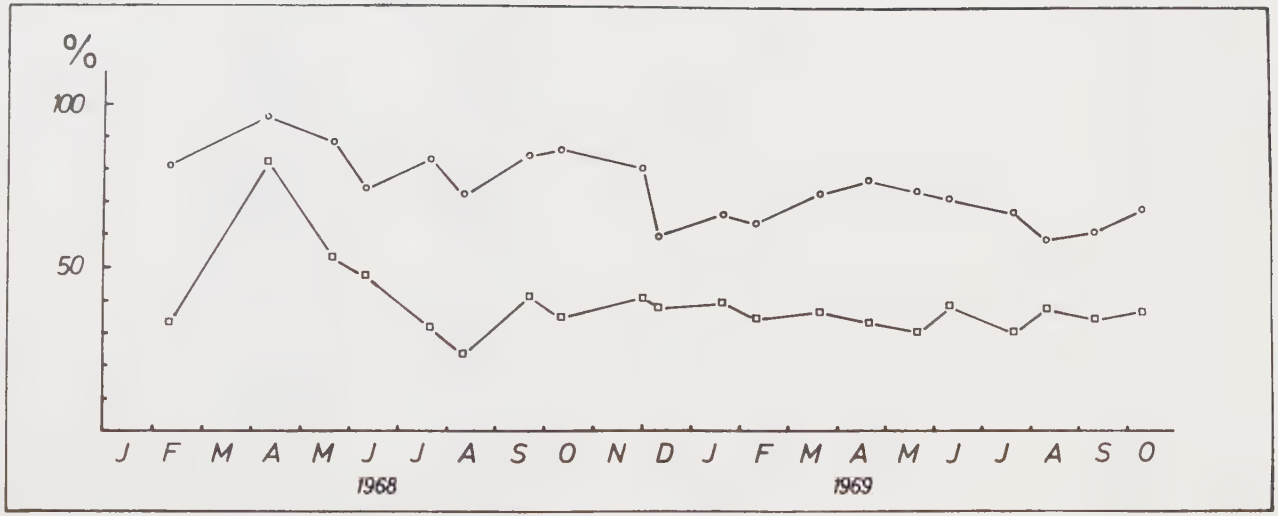

Abb. 31 c: Schwankungen des Vermehrungsprozentes (Kreis) und des Gewichtsprozentes (Quadrat) der Population von A. affinis in der Fichtenversuchsfläche E 2.

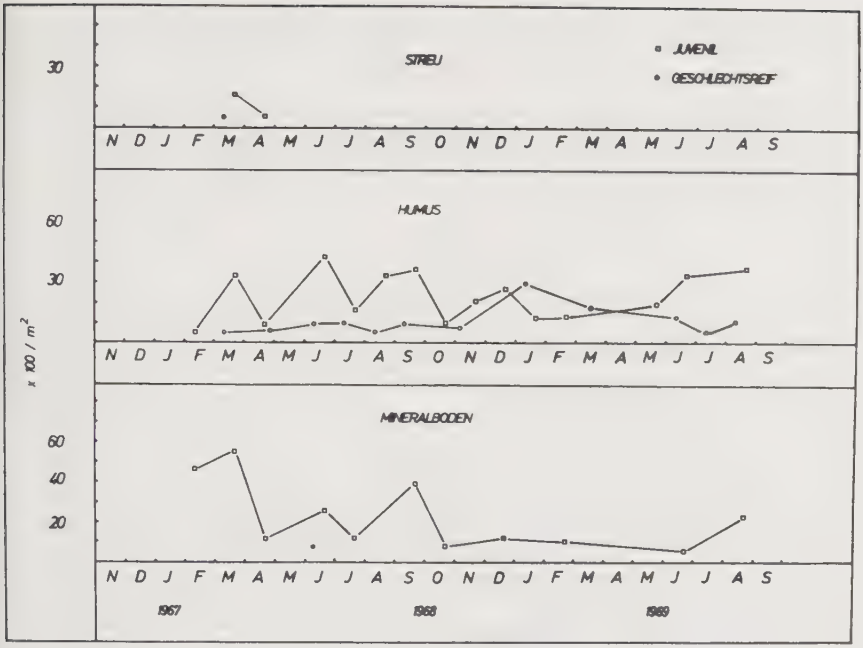

Abb. 32 a: Populationsschwankungen und Individuenzahl pro Quadratmeter in der Versuchsfläche Fichtenbestand E 4.

Dies wird auch aus einem Vergleich mit anderen Biotopen deutlich. In England (Nordwales) (O'Connor 1957, 1958) erreicht die Population auf Böden, die stabile Temperatur- und Feuchtebedingungen aufweisen, im Juli ihren Höhepunkt, während in dänischen Böden (Nielsen 1955) bei großen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen

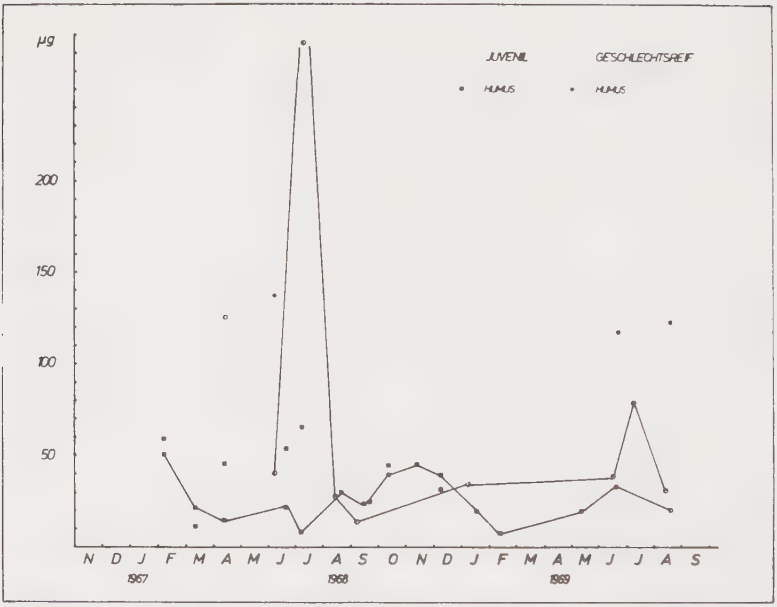

Abb. 32 b: Schwankungen des Durchschnittsgewichtes der Individuen in der Versuchsfläche Fichtenbestand E 4.

im August maximale Individuenzahlen vorkommen.

Am besten vergleichbar mit unseren Verhältnissen sind die Klimadaten aus englischen Hochmooren (Peachey 1959, 1962, 1963). Ein langer kalter Winter erlaubt auch dort einen Populationsanstieg erst in den Monaten September bis November.

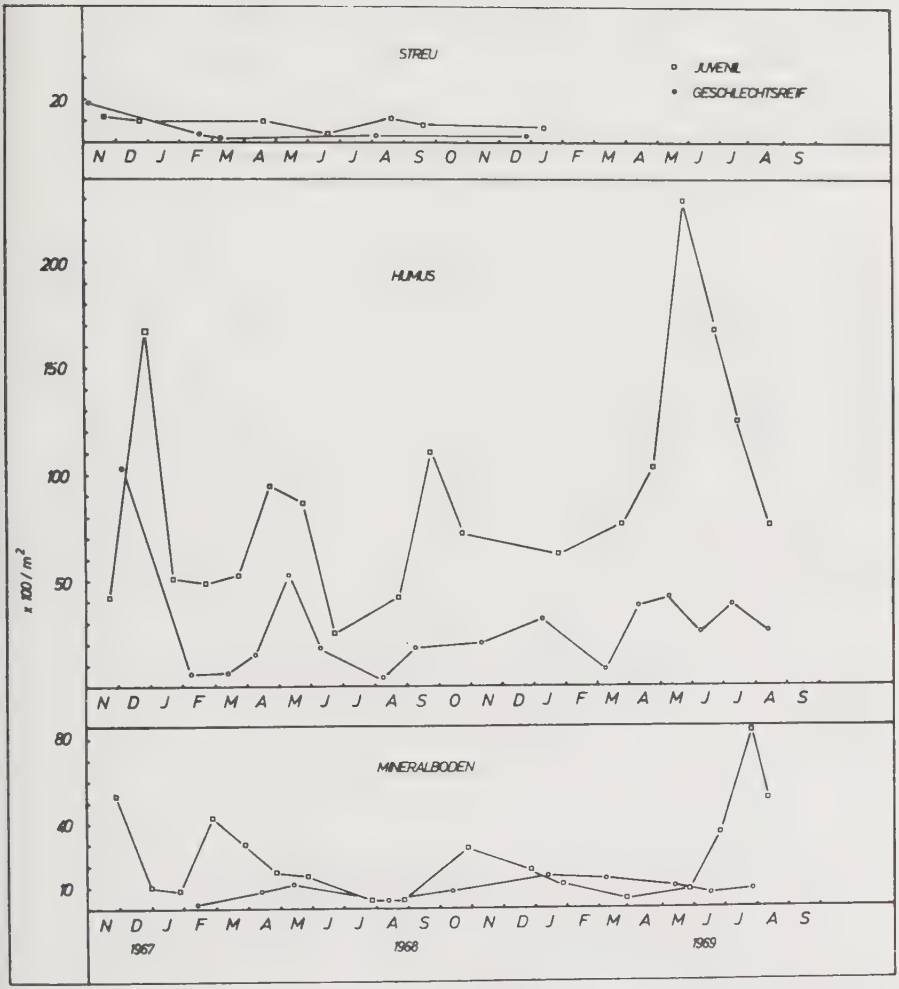

Abb. 33 a: Populationsschwankungen und Individuenzahl pro Quadratmeter in der Versuchsfläche Kiefernbestand G 2.

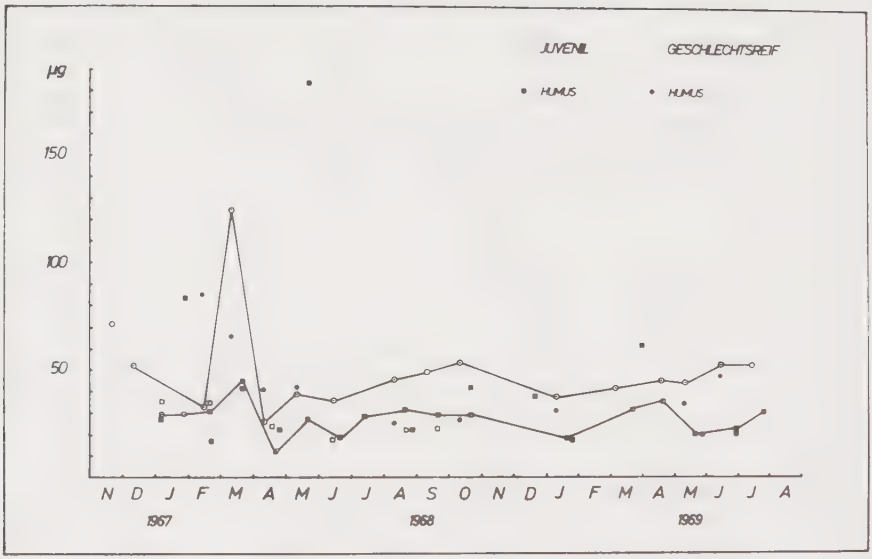

Abb. 33 b: Schwankungen des Durchschnittsgewichtes der Individuen in der Versuchsfläche Kiefernbestand G 2.

7.4 Beregnungsexperiment

In Verbindung mit dem jährlichen Temperaturverlauf stellt in unbewachsenen Versuchsflächen der unausgeglichene Feuchtigkeitsstatus des Bodens einen begrenzenden Umweltfaktor dar.

Zur Prüfung der Frage, ob eine Population durch Veränderung der Bodenfeuchte beeinflußt werden kann, wurde im degradierten Kiefernbestand G 1 ein Beregnungs-

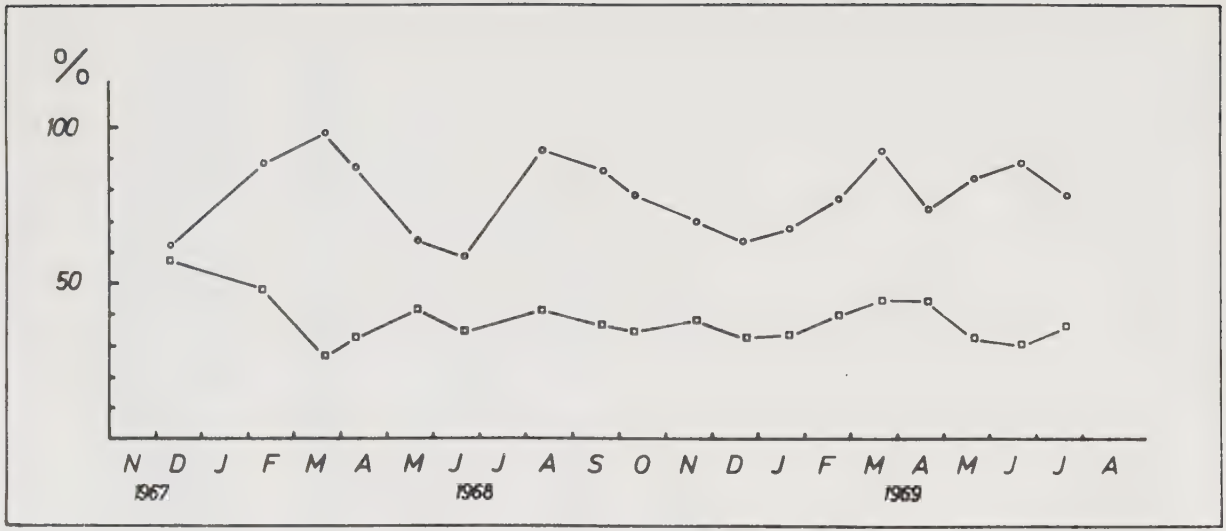

Abb. 33 c: Schwankungen des Vermehrungsprozentes (Kreis) und des Gewichtsprozentes in der Kiefernversuchsfläche G 2.

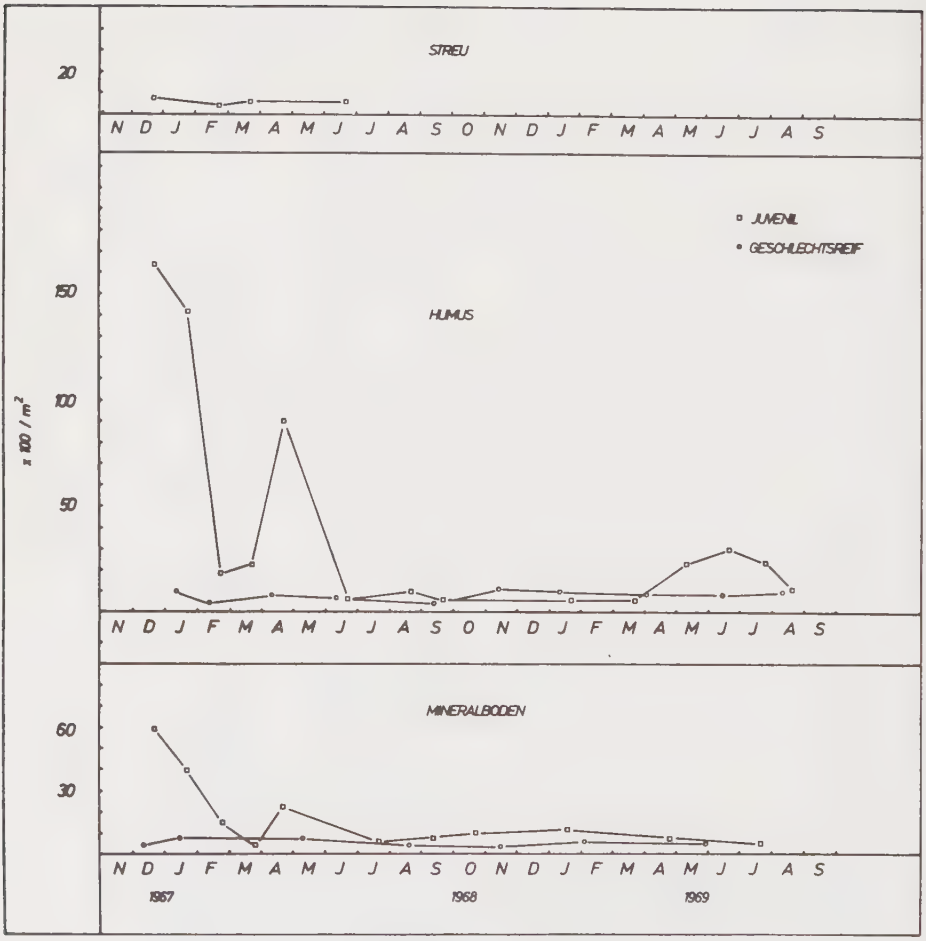

Abb. 34 a: Populationsschwankungen und Individuenzahl pro Quadratmeter in der Versuchsfläche Kiefernbestand G 1.

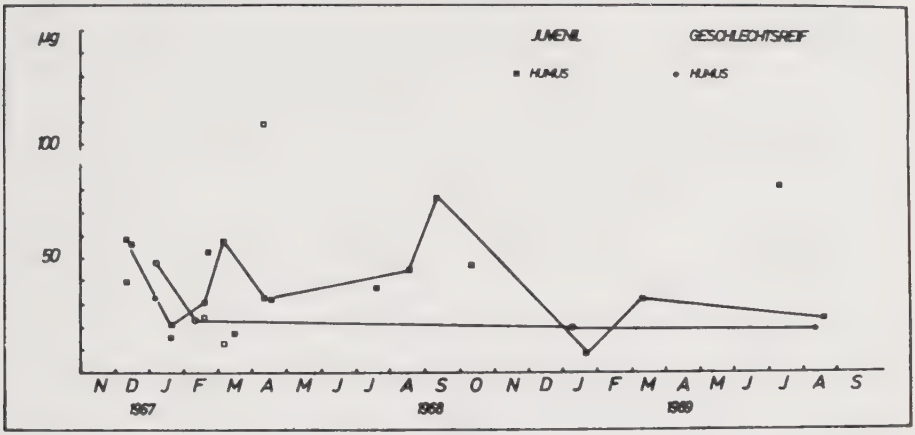

Abb. 34 b: Schwankungen des Durchschnittsgewichtes der Individuen in der Versuchsfläche Kiefernbestand G 1.

experiment durchgeführt (Abb. 35 a, b, c). Es war festgestellt worden, daß sich die Zahl der Tiere von A. affinis nach Einsetzen einer Trockenperiode nicht in der erwarteten Weise vergrößert hat. Es wurde deshalb eine benachbarte Fläche (1 Quadratmeter) über eine Vegetationsperiode regelmäßig mit der für diese Gegend üblichen Niederschlagsmenge (200 mm pro Quadratmeter) beregnet.

Als unmittelbares Ergebnis der Bewässerung stellt sich keine Vergrößerung der Enchytraeidenpopulation ein. Erst im nachfolgenden Winterhalbjahr kam es zu einer

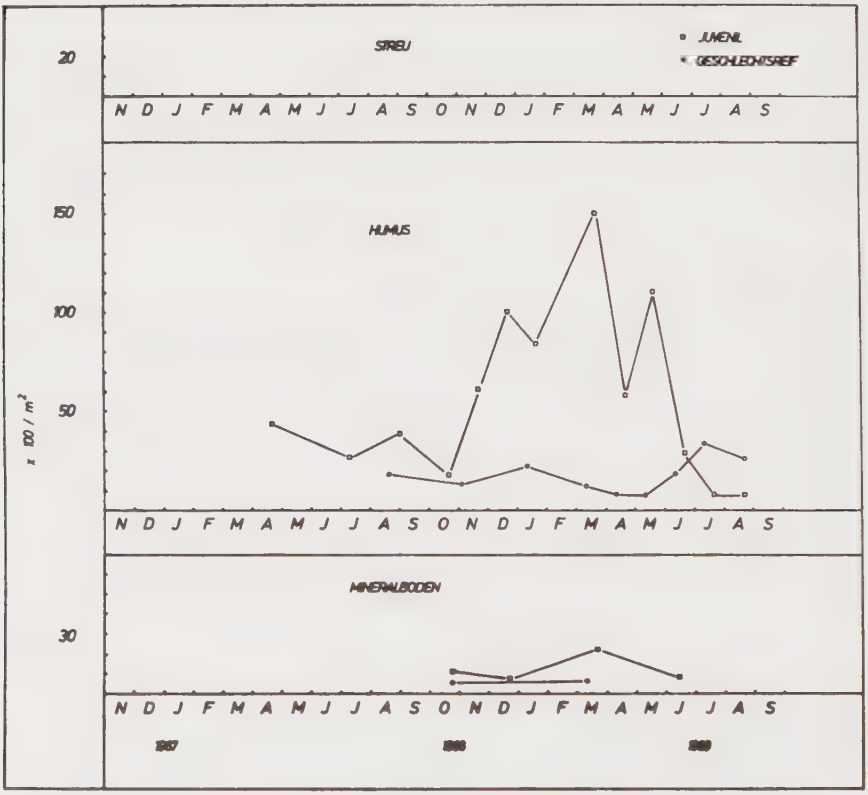

Abb. 35 a: Populationsschwankungen und Individuenzahl pro Quadratmeter im Beregnungsversuch Kiefernbestand G 1.

überdurchschnittlichen Vermehrung von Tieren, wobei sich nur die Zahl der juvenilen Würmer erhöhte. Die Zahl der geschlechtsreifen Individuen blieb mit geringen Schwankungen konstant.

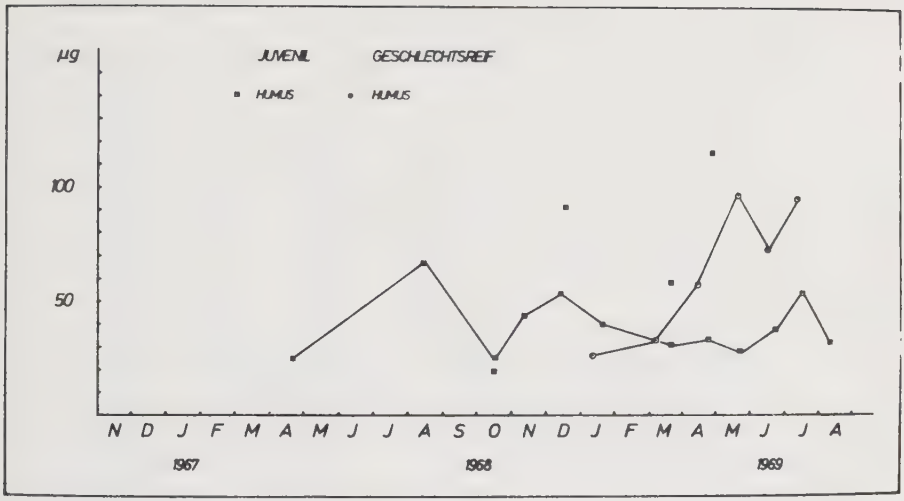

Abb. 35 b: Schwankungen des Durchschnittsgewichtes der Individuen im Beregnungsversuch Kiefernbestand G 1.

Nach Aussetzen der Beregnung im Spätherbst setzte eine Befeuchtung durch den natürlichen Niederschlag ein. Es zeigte sich im nächsten Sommer, daß der Populationsanstieg durch die einsetzende sommerliche Trockenperiode bereits im Juli zunichte gemacht wurde.

Es läßt sich also als Ergebnis festhalten: Die Population von A. affinis und ihrer Begleitarten wird auf leichten unbewachsenen Böden, auf dem Umweg über einen hochsommerlichen Temperaturanstieg, in erster Linie durch die während der Sommermonate abnehmende Bodenfeuchtigkeit in ihrer Abundanz beeinflußt.

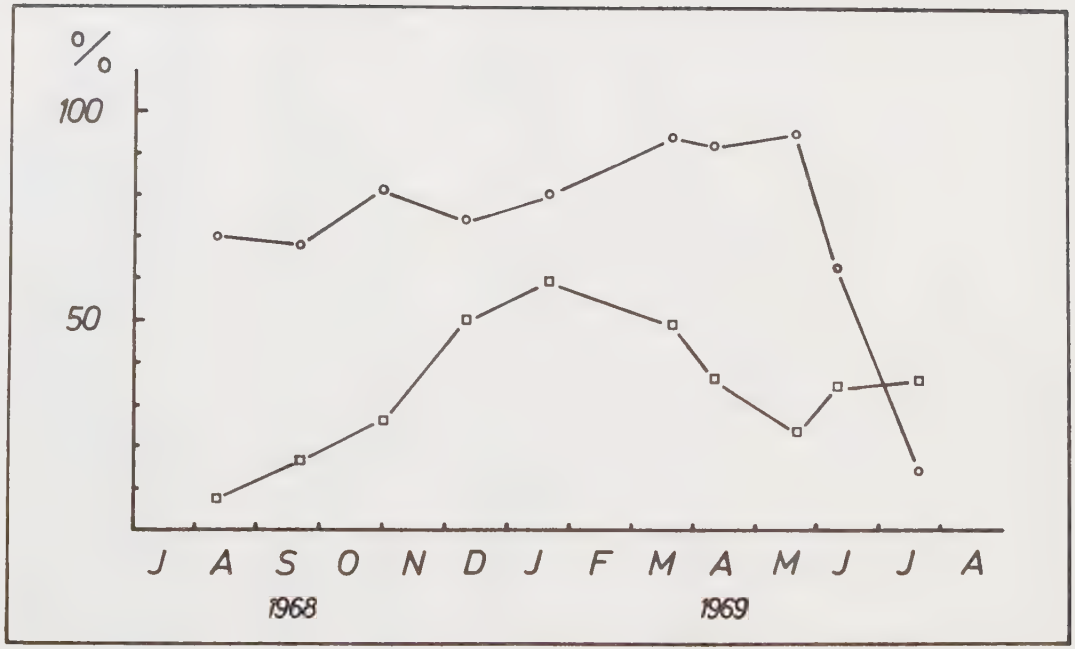

Abb. 35 c: Schwankungen des Vermehrungsprozentes (Kreis) und des Gewichtsprozentes (Quadrat) der Population im Beregnungsversuch Kiefernbestand G 1.

7.5 Biomasse

Durch die Feststellung der Mechanismen, die die Größe einer natürlichen Population bestimmen, gewinnen wir eine Vorstellung von ihrer Bedeutung im Haushalt der Natur. Als Grundlage für eine Produktionsökologie einer im Boden lebenden Tierart sind Daten über deren Populationsdichte und ihre Beeinflussung durch intraspezifische Vorgänge und Umweltfaktoren notwendig.

Die Zahl der Tiere in einer Flächen- oder Volumeneinheit wird gewöhnlich als Maß für die Population angeführt, wobei aber Individuen unterschiedlicher Größe erfaßt werden. Die Aktivität kleiner Tiere ist aufgrund ihrer relativ größeren Oberfläche der großer Bodentiere überlegen.

Durch den Ausdruck Biomasse, der von Bornebusch (1930) in die Bodenbiologie eingeführt wurde, gibt man das Lebendgewicht eines Tieres pro Bodenfläche an.

Das Gewicht von Einzeltieren der Art A. affinis liegt im Bereich von wenigen Mikrogramm (/ug). Eine genaue Gewichtsbestimmung mit einer empfindlichen Waage ist grundsätzlich möglich, jedoch müssen die Würmer einen vollständig entleerten Darm besitzen. Es gelingt in Einzelfällen, daß Tiere im Wasserbad ihren Darminhalt rasch abgeben, doch bei längerem Aufenthalt wächst die Gefahr einer irreversiblen Gewichtsveränderung. Eine starke osmoregulatorische Wasseraufnahme von Lumbriciden ist aus der Literatur bekannt.

Deshalb muß für individuelle und kontinuierliche Gewichtsbestimmungen eine andere als die gravimetrische Methode angewendet werden.

Gewichtsbestimmung mikroskopisch kleiner zylindrischer Enchytraeiden mit unregelmäßig geformten Umrissen

Gewaschene und fixierte Tiere werden nach Entfernung von überschüssigem Fixiermittel in 70% Alkohol gebracht. Auf Objektträgern geordnet, bettet man sie in wasserlösliches Einschlußmittel (Polyvinyl-Lactophenol) und verschließt sie mit abgestützten Deckgläsern.

Von jedem Tier wird die Grundfläche mit einem lichtstarken Vergrößerungsgerät auf einen Zeichentisch projiziert und der Umriß auf Umdruckpapier (70 Gramm pro Quadratmeter) festgehalten.

Sodann werden der Durchmesser d und die Grundfläche F bestimmt.

Der mittlere Durchmesser d des Projektionsrisses ergibt sich aus dem Durchschnittswert mehrerer Messungen.

Die Fläche F wird folgendermaßen bestimmt: Der projizierte Umriß wird aus dem Papier ausgeschnitten und auf einer elektrischen Waage (max. Empfindlichkeit 10^{-2} mg) gewogen. Das Wägeergebnis wird nach folgender Beziehung mit dem Quadratmetergewicht des verwendeten Papiers verglichen: Da 70 Gramm Papiergewicht der Fläche von einem Quadratmeter entsprechen, ergibt das ermittelte Papiergewicht des Umrisses die gesuchte Pro-

jektionsfläche F. Der bei der Projektion verwendete Vergrößerungsmaßstab M wird bei der Berechnung der tatsächlichen Werte von d und F einbezogen.

Die Schwankungsbreite des Quadratmetergewichtes des verwendeten Papieres betrug nach mehrfacher Bestimmung weniger als 1 Prozent.

Eingesetzt in die Formel ergibt sich das Zylindervolumen eines Einzeltieres, unabhängig von seinem Darminhalt:

$$\text{Volumen } V = \frac{\pi}{4} \cdot d \cdot F$$

Eine Fehlerrechnung über das leicht konisch zulaufende Vorderende (Prostomium) und das kugelkappenartige Analstück führte zu dem Schluß, daß bei der Aufarbeitung so umfangreichen Materials eine Berücksichtigung einer geringen Abweichung bei erhöhtem rechnerischen Aufwand nicht gerechtfertigt ist.

Bestimmung des spezifischen Gewichtes

Die Bestimmung des spezifischen Gewichtes erfolgt nach einer statischen Methode. Hierbei werden 2 Flüssigkeiten mit Dichtewerten unter und über 1,0 (z.B. Wasser/Glyzerin) und möglichst geringer Viskosität gemischt. Das Volumen (oder Gewicht) der über Tropfpipetten zugegebenen Flüssigkeiten wird bestimmt. Ein Körper mit

spezifischem Gewicht zwischen beiden Dichten sinkt in der Mischung mehr oder weniger tief ein. Durch tropfenweise Zugabe von Flüssigkeit stellt sich ein Gleichgewichtszustand ein, bei dem der zu messende Körper längere Zeit am gleichen Ort in Schwebe bleibt.

α cm^3 Flüssigkeit 1 mit Dichte ϱ_1

β cm^3 Flüssigkeit 2 mit Dichte ϱ_2

$$\varrho_{Tier} = \frac{\varrho_1 \alpha + \varrho_2 \beta}{\alpha + \beta}$$

Die Gesamtdichte der Flüssigkeitsmischung wurde bei 20° C mit Hilfe von Dichtespindeln überprüft.

Nach mehreren Meßreihen mit verschieden großen Tieren unterschiedlicher Herkunft ergab sich ein Durchschnittswert von 1,101 (g/cm^3) für das spezifische Gewicht von A. affinis.

Das Individualgewicht errechnet sich durch Multiplikation von Volumen V des Einzeltieres mit dem durchschnittlichen spezifischen Gewicht: $G = V \cdot \varrho$.

7.6 Begriffe "Vermehrungs- und Gewichtsprozent"

Die Vermehrungsphasen von Enchytraeidenpopulationen lassen sich durch Vergleich von Abundanz und Biomasse (Möller 1966) oder durch Vergleich von Abundanz und durchschnittlichem Individuengewicht (O'Connor 1963) beschreiben.

Populationsschwankungen lassen sich bei juvenilen und geschlechtsreifen Individuen aufzeigen. Vor allem in den Beständen E 2 und G 2 kommt es im Spätsommer zu einem augenscheinlichen Populationsanstieg, der ausgelöst wird durch das Schlüpfen von zahlreichen Jungtieren aus den im Boden zahlreich vorhandenen Kokons.

Zur Darstellung von Vermehrungsabschnitten in der Populationsentwicklung wurde der Begriff "Vermehrungsprozent" eingeführt. Es zeigt den prozentualen Anteil juveniler Würmer im Verhältnis zur Gesamtpopulation.

$$\text{Vermehrungsprozent } V\,\% = \frac{\sum j}{\sum j+g} \cdot 100$$

Die gleiche Darstellungsweise wurde für das "Gewichtsprozent" gewählt, um das Verhältnis Juvenilgewicht zu Gesamtgewicht zu verdeutlichen.

$$\text{Gewichtsprozent } G\,\% = \frac{\sum \text{Gewicht } j}{\sum \text{Gewicht } j+g} \cdot 100$$

Steigende Werte weisen auf eine prozentuale Zunahme von Zahl oder Gewicht von Jungwürmern hin, ein Absinken kennzeichnet eine prozentuale Zunahme der Werte bei geschlechtsreifen Tieren.

Der feucht-kühle Fichtenbestand E 2 weist während des Jahres ausgeprägte Abundanzschwankungen auf. In der Humusschicht und besonders ausgeprägt im Mineralboden sinkt die Individuenzahl der Jungtiere in der Juli-De-

pression deutlich ab, während das Durchschnittsgewicht von Jungtieren und vor allem von Geschlechtstieren über den Jahresdurchschnitt ansteigt. Umgekehrt findet ein Ansteigen der Zahl beider Geschlechtsformen im Abschnitt November bis Januar seine reziproke Entsprechung bei einem weit unter dem Durchschnitt liegenden Individualgewicht.

Im Kiefernbestand G 2, der ausgeglichen feucht und warm ist, findet man zusätzlich zu den drei Hauptabschnitten der Populationsentwicklung den Einfluß einer Frostwirkung. In den Untersuchungsjahren senktesich, jahreszeitlich etwas verschoben, zwischen dem Spätherbst und dem Monat Februar die Kurve mit dem zu erwartenden Abundanzzuwachs um ein Drittel. Eine Erholung setzt im darauffolgenden Frühjahr ein, sodaß die für einen Populationserhalt notwendige Kokonproduktion gesichert ist. Diese Tatsache läßt sich auch deutlich an der Depression des Vermehrungsprozentes während der Monate März bis Mai erkennen. Es kennzeichnet eine prozentuale Zunahme der Geschlechtstiere, deren Gewicht sich offenbar im Zusammenhang mit der Kokonablage merklich vermindert.

Nach dem Schlüpfen der Jungwürmer zeigt sich ihr hoher Anteil an der Gesamtpopulation in einem steilen Anstieg des Vermehrungsprozentes, während die Gewichtszunahme frisch geschlüpfter Jungwürmer und Juveniltiere langsamer ansteigt.

Besonders deutlich zeigt sich der Zusammenhang von Anstieg der Abundanz und der Veränderung der Durchschnittsgewichte der Tiere der beregneten Versuchsfläche G f.

Nachdem das Individualgewicht der Jungtiere bis Dezember angestiegen ist, setzt mit steigender Temperatur Ende Februar ein steiler Anstieg zugunsten einer Gewichtszunahme der Geschlechtstiere ein. Der Kurvenverlauf des Gewichtsprozentes unterstreicht diese Tendenz.

Nach Einsetzen der Sommertrockenheit sinkt die Abundanz und mit ihr das Vermehrungsprozent. Von diesem Prozeß sind offensichtlich besonders die frisch geschlüpften Jungtiere befallen, die nicht in der Lage sind, sich den veränderten Umweltverhältnissen durch Aufsuchen von schützenden Bodenpartikeln anzupassen.

7.7 Prüfung der Population auf Homogenität

Es zeigt sich bei der Auswertung der Populationszahlen, daß keine Einheitlichkeit für alle Versuchsflächen feststellbar ist. Deshalb wurden die verschiedenen Verteilungen bei Unterscheidung von juvenilen und geschlechtsreifen Individuen mit einem X^2-Test verglichen.

Dabei stellt sich auch mit statistischer Absicherung eine ungleichmäßige Beeinflussung der Populationszahlen der Jungtiere in den verschiedenen Versuchsflächen heraus. Diese Inhomogenität hängt offensichtlich mit der Ab- und Zunahme der Populationsdichte vor allem durch die Beeinflussung über Temperatur- und Feuchteschwankungen im Laufe eines Jahres zusammen.

Als weiteres Ergebnis des X^2-Testes ergibt sich eine weitgehende Homogenität und Unabhängigkeit von Umwelt-

einflüssen für die Population der Geschlechtstiere. Es ließ sich für alle Bestände signifikant nachweisen (5%-Niveau), daß ein Jahresgang von Klimaschwankungen für sie so gut wie ohne Bedeutung ist. Dieses Ergebnis bestätigt die in allen Versuchsflächen gemachte Beobachtung, daß ein "eiserner Bestand" von Geschlechtstieren über das ganze Jahr und unabhängig von einschneidenden Umweltveränderungen eine einmal vorhandene Population am Leben erhält.

Diesem Ergebnis kommt für die bodenzoologische Tätigkeit der Enchytraeiden in degradierten und klimatisch ungünstigen Standorten erhöhte Bedeutung zu. Für eine Standortspopulation besteht somit bei beispielsweiser starker Bodenaustrocknung eine Überlebenschance, da bei einer raschen Umweltverbesserung die Geschlechtstiere zu einer Erhöhung der Individuenzahlen beitragen können.

Als weiteren Mechanismus, der den Populationserhalt sichert, beobachtet man in sommertrockenen Böden nach einem fast völligen Absterben der Juvenilpopulation, das Überdauern und rasche Ausschlüpfen von Jungtieren aus den im Boden angehäuften Kokons. Dazu bedarf es der Wirkung einer Resultante aus sinkender Bodentemperatur und steigenden Bodenfeuchtewerten.

7.8 Populationsverteilung

Bei der statistischen Aufarbeitung des Materials zeigt sich eine starke Unsymmetrie der Verteilungen um den Mittelwert.

Aus den Summenwerten der Probeentnahmen ergibt sich nach Umrechnung in Standardeinheiten folgendes Bild:

Tabelle 6

Versuchsflache	Abweichung (in Standard-einheiten)						Summe der Proben
	-3	-2	-1	m	+1	+2	+3	
Fichtenbestand E 2								
%	0	6,1	55,8	18,5	11,5	8,1		
Anzahl	0	6	54	18	11	8		97
Fichtenbestand E 4								
%	0	11,1	44,5	22,2	15,6	6,7		
Anzahl	0	5	20	10	7	3		45
Kiefernbestand G 2								
%	0	6,7	57,5	12,6	16,5	6,7		
Anzahl	0	7	59	13	17	7		103
Kiefernbestand G 1								
%	0	11,2	52,7	11,2	8,3	16,6		
Anzahl	0	4	19	4	3	6		36
Summe über alle Werte								
%	0	7,8	54,0	16,1	13,6	8,6		
Anzahl	0	22	152	45	38	24		281
Theoretische Normal-verteilung								
%	2,35	13,5	34,0	34,0	13,5	2,35		100

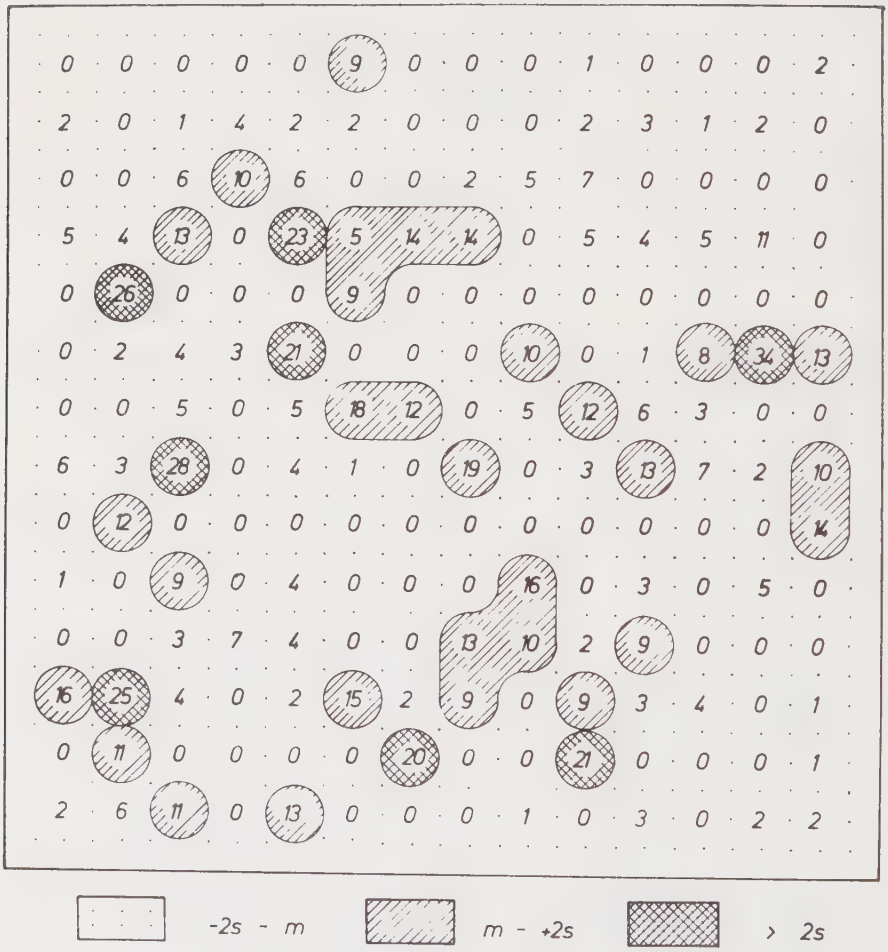

Abb. 36: Verteilungsmuster der Individuen von A. affinis im Fichtenbestand E 2.

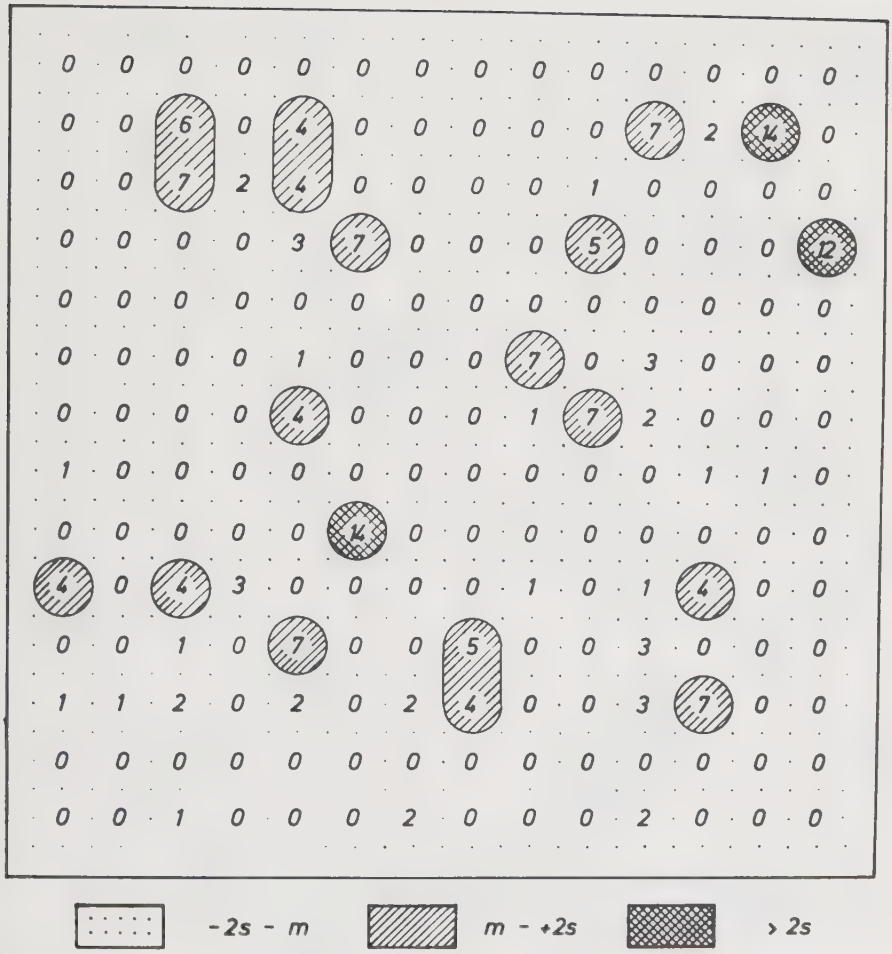

Abb. 37: Verteilungsmuster der Individuen im Fichtenbestand E 4.

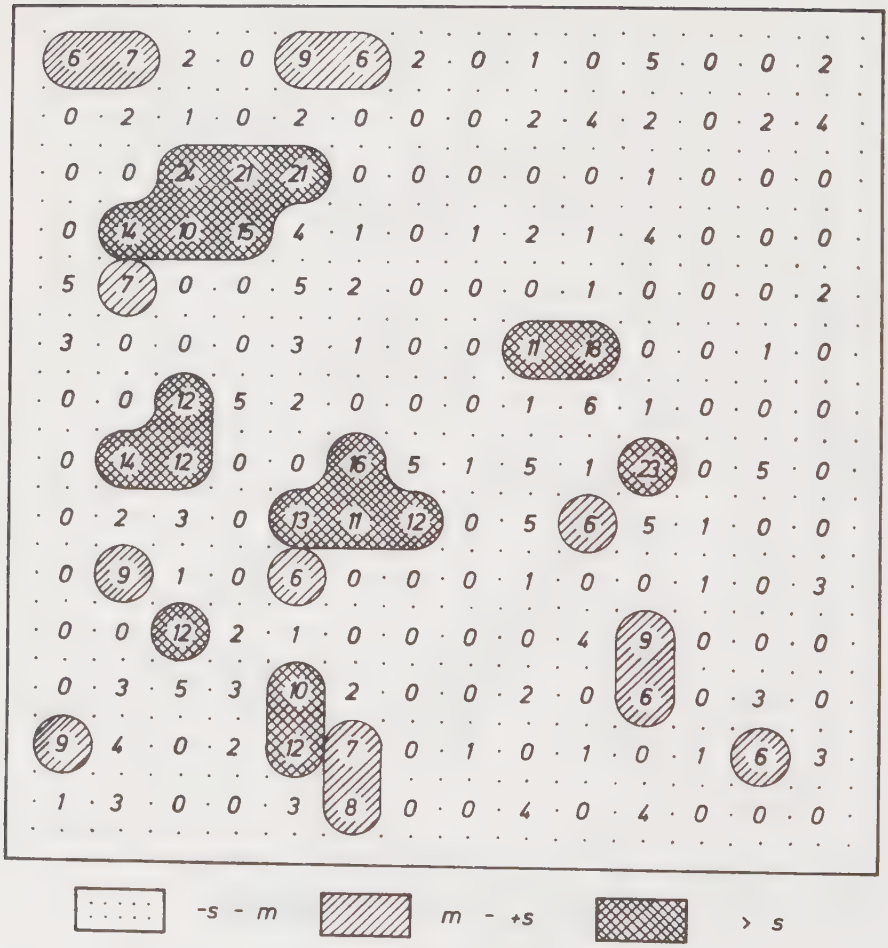

Abb. 38: Verteilungsmuster der Individuen im Kiefernbestand G 2.

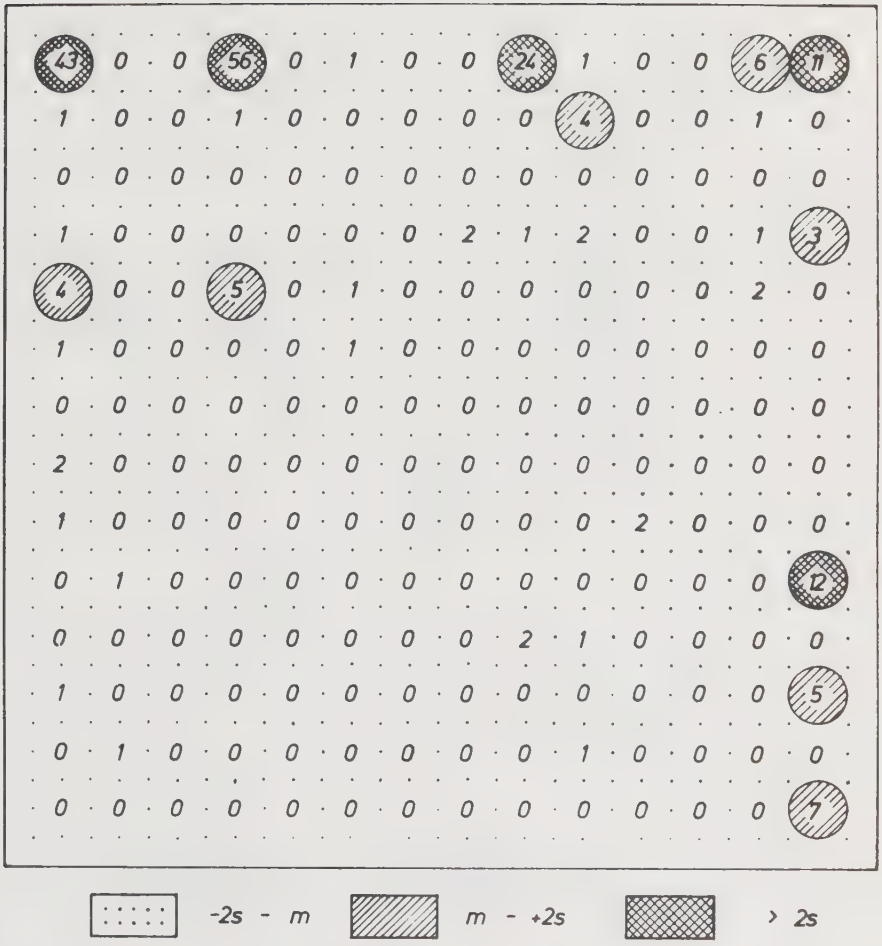

Abb. 39: Verteilungsmuster der Individuen im Kiefernbestand G 1.

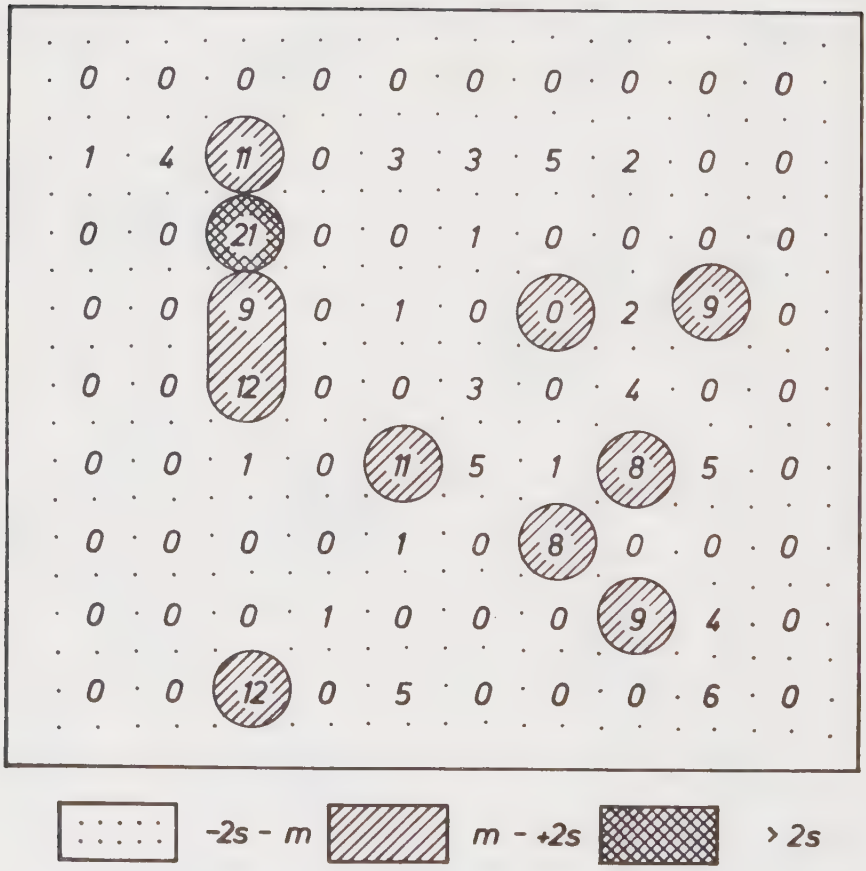

Abb. 40: Verteilungsmuster der Individuen nach dem Beregnungsexperiment im Kiefernbestand G 1.

Die Verteilung der Beobachtungsdaten um den Mittelwert zeigt in allen Fällen eine deutliche Schiefe. Im Falle einer symmetrischen Verteilung (Normalverteilung) erwartet man jedoch, daß sich die Beobachtungen oder Fälle meist annähernd einer Glockenform anschließen.

Der Hauptteil der Verteilung liegt mit deutlich positivem Exzeß im negativen Bereich, während eine kleinere Zahl von Fällen mit großen positiven Abweichungen das Gleichgewicht hält. Die stark positiven Abweichungen stehen in Verbindung mit den kleinen Flächenanteilen, die eine hohe Populationsdichte aufweisen. Hingegen ergibt die Tatsache, daß mehr als die Hälfte der Probeflächen mit einer Individuenzahl dicht unterhalb des Mittelwertes besetzt ist, die verhältnismäßig hohe Gewichtigkeit der negativen Abweichungen.

Die Graphiken geben einen Eindruck von der horizontalen Verteilung von A. affinis in den fünf Versuchsflächen (Abb. 36, 37, 38, 39, 40). Sie zeigen die Verteilungsmuster dargestellt in Form hoher und niederer Populationsdichte. Die Umrisse geben die unterschiedliche Dichte wieder, ausgedrückt in Einheiten der Standardabweichung vom Mittelwert.

Es ist auffallend wie ähnlich die Verteilungsmuster von derartigen Populationsuntersuchungen aus verschiedenen Standorten sind. Frühere Untersuchungen von Nielsen (1954), O'Connor (1957) und Peachey (1959) brachten aus verschiedenen Gebieten vergleichbare Ergebnisse.

7.9 Versuch zur Konzentrierung natürlicher Enchytraeidenpopulationen (Aggregationsexperiment)

Bis jetzt war es nicht möglich, die räumliche Lage der Aggregation von Populationen mit Umweltfaktoren in Beziehung zu setzen. Vor allem ist nicht auszuschließen, daß Faktoren angreifen, die bereits vor dem Untersuchungszeitpunkt wirksam waren. Zudem unterliegt die Population während des Jahres oft weiten Schwankungen, bei denen Mortalität und Vermehrungsrate sowie Wanderbewegungen möglicherweise eine Rolle spielen.

Die Aggregationszentren enthalten einen hohen Prozentsatz an jungen Individuen und können daher als Vermehrungszentren angesehen werden.

Zur Prüfung der Frage, ob durch Veränderung einzelner Umweltfaktoren eine Beeinflussung der Vermehrungsrate möglich ist, wurden an den natürlichen Standorten Versuche durchgeführt. Das Angebot an leicht abbaubarer kalorienreicher Nahrung erfolgte in Form von sterilisiertem Milch-Haferflockenbrei und durch leicht zersetzliche Zellulose.

Zur Klärung der Frage, ob physikalische Faktoren Einfluß nehmen, wurde ein Abdeckungs- und ein Beregnungsversuch durchgeführt. Durch Verwendung einer starken Glasscheibe gelang eine Erwärmung der oberen Bodenschichten ohne apparativen Aufwand (Glashaus-Effekt).

An den Standorten mit mangelnder Niederschlagsmenge wur-

de die Bodenfeuchtigkeit durch künstliche Beregnung beeinflußt (vgl. Beregnungsversuch).

Nach einer Anlaufzeit wurden Bodenproben entnommen und die enthaltenen Enchytraeiden von Hand ausgelesen.

Ergebnisse

Die Zahl der Tiere aus den behandelten Flächen unterscheidet sich nicht von den aus Kontrollflächen entnommenen Enchytraeidenzahlen. Der X^2-Test zeigt keine gesicherte Abweichung (5%-Niveau).

Den größten Einfluß besitzt eine Veränderung der Bodenfeuchtigkeit in trockenen Beständen (E 4 und G1) (vgl. Ergebnisse des Beregnungsversuches).

Leicht zersetzliche Substanzen dienen vorzugsweise mikrobiellen Erstzersetzern sowie Collembolen und Milben als Nahrung. Die in der organischen Bodenschicht lebenden Enchytraeiden wie A. affinis, erhalten indirekt über eine quantitative Veränderung der Abbaukette eine breitere Nahrungsbasis.

Die Einflüsse wirken über längere Zeiträume, sodaß aus diesem Grund bei dreijährigen Untersuchungen keine nachhaltige Veränderung sichtbar wird.

Im Glasscheiben-Versuch kommt es neben der Temperaturerhöhung auch zu einer partiellen Austrocknung der darunterliegenden Bodenteile. Eine Störung des Feuchte-Temperaturgefälles wird nur in dem Fichtenbestand E 2

durch Feuchteausgleich mit benachbarten Bodenpartien verhindert.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sowohl Arten, die sich sexuell mit Kokons vermehren, als auch solche, die sich vorwiegend durch Fragmentation reproduzieren, eine deutliche Tendenz zur Aggregation besitzen. Daher nimmt O'Connor (1967) an, daß die Aggregation von Enchytraeiden ein in der Gruppe enthaltenes Verhaltensmuster darstellt.

8.0 Bodenbiologische Bedeutung

Die Tätigkeit der Tierwelt in Waldböden ist zu einem kaum übersehbaren Ineinanderspiel von vielfachen Faktoren verflochten. Ihre Einwirkung auf den Bodenzustand erfolgt in eng verzahnten physikalischen, chemischen und biologischen Vorgängen. Dabei scheint der Wechselwirkung zwischen Bodenfauna und Bodenmikroflora im Rahmen der biochemischen Ab- und Aufbauvorgänge eine besondere Bedeutung zuzukommen.

Macfadyen (1963) unterteilt die Bodentiere in Räuber, echte Herbivoren und kleine Detritusfresser, zu denen neben Nematoden, Milben und Collembolen auch die Enchytraeiden zählen. Damit wird die frühere Ansicht revidiert, daß die Enchytraeiden zusammen mit anderen Bodentieren als Erstzersetzer bei der Skelettierung von Blättern und Nadeln mitwirken. Eine Erstzersetzung im Sinne einer mechanischen Veränderung von organischem Material findet gewöhnlich nach einer vorangegangenen Tätigkeit

von Mikroorganismen statt. Darüberhinaus gibt es Hinweise, daß die Primärkonsumenten eine bestimmte, durch Präferenzreihen nachweisbare mikrobiologische Aufbereitung der Nadelsubstanzen brauchen. Neuere Untersuchungen (Nielsen 1962) über das Vorhandensein von Carbohydrasen bei boden- und streubewohnenden Tieren zeigen, daß bei 4 Enchytraeidenarten keine Enzyme vorkommen, die es den Tieren ermöglichen würden, komplexe Strukturpolysaccharide höherer Pflanzen zu verwerten. Wie aus Versuchen zur Nahrungswahl hervorgeht, bestehen an die Futterqualität besondere Forderungen. Zwar stellen die blaugrünen Algen unter Laborbedingungen eine gute Nahrungsquelle für A. affinis dar, doch enthält der Darminhalt frischer Tiere auch eine Reihe anderer Bestandteile. Wir unterscheiden Pflanzenbestandteile (Detritus), Reste von Pilzen und silikatische Mineralpartikel. Dabei bestehen offensichtlich Unterschiede zwischen den Arten und ihrem Vorkommen im Nahrungsangebot bestimmter Bodenschichten (O'Connor 1957).

Für A. affinis lassen sich über den Jahresgang keine unterscheidbaren Veränderungen in der Zusammensetzung des Darminhaltes nachweisen. Jedoch zeigt sich in Abhängigkeit von Geschlechtsreife und Jahreszeit eine mit der Nahrungsaktivierung in Beziehung stehende Verbindung über die Menge der in den Darm aufgenommenen Bestandteile.

Die Leistung von A. affinis im Boden besteht nicht im chemischen oder mechanischen Abbau der Pflanzenreste, denn es werden in erster Linie die schon stärker zer-

Abb. 41: Querschnitt durch den hinteren Mitteldarm, Darminhaltsstoffe von Schleimhülle umgeben. 550 : 1.

setzten Bestandteile aus den Kotballen der Erstumsetzer aufgenommen. Die Ansammlung von Mikroorganismen dient also vor allem als Nahrungsgrundlage. Bei dem Darmdurchgang kommt es zu einer innigen Vermischung von organischem Material und Mineralpartikeln. Diese für eine Anreicherung und Verbreitung von Mikroorganismen günstigen Bedingungen werden noch durch eine zusätzliche Sta-

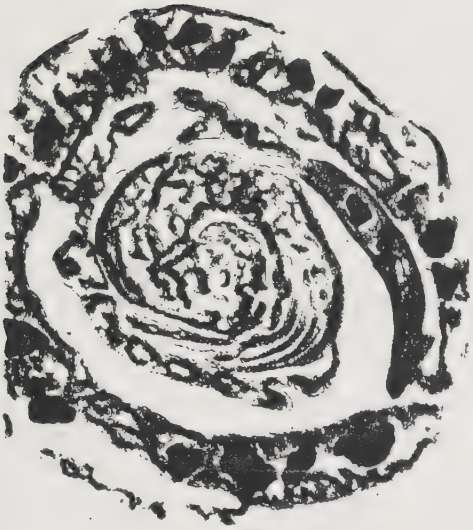

Abb. 42: Querschnitt durch den beginnenden Enddarm. Substratbestandteile sind vor dem Darmaustritt spiralig von Schleimhüllen eingeschlossen. 1050 : 1.

bilisierungsmaßnahmen ergänzt. Wie sich aus mikroskopischen Untersuchungen ergab, werden die Substratbestandteile im Darm von einer Schleimhülle umgeben, deren wichtige Aufgabe es ist, das Darmepithel vor Verletzungen durch die scharfkantigen Substratbestandteile zu schützen (Abb. 41, 42). Darüberhinaus besteht offensichtlich eine Beziehung zur Homogenisierung und Stabilisierung der Einzelteile, die nach Verlassen des Darmtraktes als deutliche und stabile Kotaggregate in Erscheinung treten (vgl. Zachariae 1964).

Diese über das Jahr fast durchwegs einheitliche Zusammensetzung von organischem und mineralischem Substrat ermöglicht eine Aggregatstabilisierung von bestimmten Bestandteilen im Boden. Es ist bekannt, daß die Mikroflora unter diesen Bedingungen optimale Verhältnisse für die Vermehrung findet. Damit ergibt sich eine Fortsetzung und Verstärkung des Ab- und Umbauprozesses, der zu einer Nährstoffbereitstellung für die höheren Pflanzen führt.

In den heimischen Nadelholzbeständen kommt den Enchytraeiden besondere Bedeutung zu, da sie im Gegensatz zu den meisten Lumbriciden, gute Lebensbedingungen finden. Schwer zersetzbare organische Bestandteile in Rohhumusböden mit niederem pH-Wert und starkem Pilzbesatz beherbergt deshalb eine artenreiche, aber stoffwechselphysiologisch wenig aktive Bodentierwelt. Im Zusammenwirken mit Mikroorganismen bilden sie daher eine Abbaukette, in der besonders die Enchytraeiden auf Grund ihrer hohen Individuendichte eine bedeutende Stellung besitzen.

Tabelle 7

Füllung des Darmlumens von A. affinis in Abhängkeit von der Jahreszeit und von der Geschlechtsform (in % der Gesamtzahl der Tiere).

		A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A
	I	2	o	o	o	o	o	o	2	2	o	o	2	o
g	II	o	o	1	o	o	2	o	2	2	3	3	2	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	2	1	o	o	o
G 2														
	I	1	o	o	o	o	o	o	2	3	2	2	2	o
j	II	1	o	1	o	o	o	o	3	2	3	2	2	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	1	o	o	o	o	o
	I	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
g	II	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
G 1														
	I	3	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	3	o
j	II	o	o	o	o	o	o	o	3	o	o	o	o	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	I	o	o	o	o	o	o	o	o	o	3	3	1	o
g	II	o	o	o	o	o	o	o	2	3	o	o	3	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
G f														
	I	2	o	1	o	o	o	o	o	2	2	o	3	o
j	II	o	o	1	o	o	o	o	2	2	2	1	o	o
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	I	1	o	o	o	o	o	1	o	o	o	2	2	1
g	II	o	o	2	o	o	o	2	o	o	o	2	3	2
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	2	o	o	1
E 2														
	I	2	o	o	1	o	1	1	o	o	2	2	2	2
j	II	o	o	1	o	o	o	3	o	o	3	1	2	2
	III	o	o	o	o	o	o	2	1	o	o	o	o	o
	I	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	3
g	II	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	3	o	3
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	3	o
E 4														
	I	o	o	o	o	o	o	3	o	o	2	2	o	2
j	II	o	o	3	o	o	o	o	o	o	2	3	o	3
	III	o	o	o	o	o	o	o	o	o	2	1	o	o

Zeichenerklärung zu Tabelle 7:

g = geschlechtsreif, j = juvenil; Füllung des Darmlumens: I = weniger als 10% gefüllt, II = etwa 50% gefüllt, III = weniger als 90% gefüllt; Prozentzahl der Population mit Darminhalt: o = weniger als 10%, 1 = weniger als 20%, 2 = weniger als 50%, 3 = mehr als 50%.

Zusammenfassung

Zur Erweiterung der bisher geringen Kenntnisse über die Enchytraeidenfauna in bayerischen Nadelwaldgebieten werden Untersuchungen zur Verbreitung, Morphologie, Entwicklung, Ernährung, Populationsökologie und bodenbiologischen Bedeutung für die häufige Art Achaeta affinis durchgeführt.

A. affinis tritt in Laub- und Nadelwaldböden sowie im Boden von Dauergrasland auf. Den Familieneigenschaften entsprechend, kommt sie im subarktischen und mäßig temperierten Klimabereich vor. Ihre geographische Verbreitung scheint auf West- und Mitteleuropa beschränkt.

Die nur wenige Arten umfassende Gattung Achaeta steht in systematischer und phylogenetischer Hinsicht innerhalb der Familie isoliert.

Die wichtigsten äußeren Strukturen und Merkmale sowie der Bau und die Lage der inneren Organe werden beschrieben. An Hand von Schnittserien werden besonders der Bau der Drüsensysteme und der Geschlechtsorgane sowie die Struktur der Verdauungsorgane dargestellt.

Die Vermehrungsmöglichkeiten dieser athecaten Art werden erörtert. Für Zucht und Beobachtung im Labor werden im Zusammenhang mit der Chromosomenzahl Methoden entwickelt.

Achaeta affinis ließ sich in semisterilen Kulturen mit

Blaualgen (Cyanophyceen) und einer der natürlichen Umwelt entsprechenden Mikroflora halten und vermehren. Testversuche mit angereicherten Nährböden und Nahrungspräferenzversuche werden durchgeführt.

Die Entwicklung der in Kokons abgelegten Eier hängt in erster Linie von Temperatur und Feuchtigkeit im Boden ab. Entwicklungsgrenzen im Labor reichen von 4°C bis ca. 20°C. Die Entwicklungsdauer lag im Labor bei 15°C zwischen 7 und 15 Tagen. Die letale Temperaturgrenze schwankt zwischen 20° und 25° C.

Die Abmessungen eines Kokons sind vom Durchmesser des Elterntieres abhängig. Die Größe schwankt zwischen 0,26 und 0,96 mm in der Länge, und 0,24 bis 0,70 mm in der Breite. Die Zahl der Eier liegt, unabhängig von der Kokongröße, meist bei wenigen, im Höchstfall bei 18 Eiern. Der Entwicklung vorauseilende Jungwürmer ernähren sich von den restlichen Eiern, sodaß meist nur ein Wurm ausschlüpft.

Die Bewegungsaktivität von Achaeta affinis ist in Abhängigkeit von der Temperatur und im Vergleich mit Begleitarten gering. Für eine Auslese nach dem Prinzip von veränderlichen Temperatur-Feuchte-Gradienten (automatische Auslese) eignet sich diese Art nur bedingt.

Untersuchungen über die Populationsdynamik zeigen eine deutlich jahreszeitlich abhängige Schwankung der Abundanz. Sie gliedert sich in drei Abschnitte, die durch standörtliche Besonderheiten überlagert werden.

Der Einfluß der Bodenfeuchte auf die Population wird mit einem Beregnungsexperiment überprüft.

Zur Gewichtsbestimmung von Einzeltieren wird ein neues Verfahren beschrieben, bei dem der Darminhalt unberücksichtigt bleiben kann. Die Bestimmung des spezifischen Gewichtes von Achaeta affinis erfolgt nach einer statischen Flüssigkeitsmethode.

Zur Darstellung von Vermehrungsabschnitten wird in der Populationsentwicklung der Begriff "Vermehrungsprozent" eingeführt. Er zeigt den prozentualen Anteil juveniler Würmer im Verhältnis zur Gesamtpopulation. Die gleiche Darstellungsweise wird für den Begriff "Gewichtsprozent" gewählt um das Verhältnis von Juvenilgewicht zu Gesamtgewicht zu verdeutlichen.

Die jahreszeitlichen Populationsschwankungen aus 5 verschiedenen Nadelwaldflächen wird, getrennt nach Jung- und Geschlechtstieren, über den Untersuchungszeitraum von 3 Jahren beschrieben.

Die Veränderungen der Abundanz zwischen Beständen und der Geschlechtsform der Tiere werden mit einem Homogenitätstest geprüft. Die ungleiche Verteilung der Individuen im Boden (Aggregation) wird statistisch erfaßt und dargestellt.

Versuche zur künstlichen Konzentrierung von Enchytraeidenpopulationen im Freiland werden beschrieben.

Über die bodenbiologische Bedeutung von Enchytraeiden bei den Ab- und Umbauvorgängen im Boden werden Beobachtungen und Versuche angestellt. Die Abhängigkeit der Menge von in den Darm aufgenommenen Nahrungsbestandteilen in Abhängigkeit von Geschlechtsreife und Jahreszeit wird dargestellt.

LITERATURVERZEICHNIS

ABRAHAMSEN, G. und L.STRAND (1970): Statistical analysis of population density data of soil animals, with particular reference to Enchytraeidae (Oligochaeta).
Oikos 21, 276-284.

BÄUMLER, W. (1970): Zur Morphologie, Biologie und Ökologie von Hermannia gibba (Acarina, Oribatei) unter Berücksichtigung einiger Begleitarten.
Z.ang.Ent. 66, 257-277 und 337-362

BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaft der Landtiere.
Berlin: Akademie-Verlag

BELL, A.W. (1943): The vitellogenic function of the chloragog tissue in enchytraeid (Oligochaete) worms.
Trans.Amer.mircosc.Soc. 62, 81-84

BOCK, M.de (1901): Observation anatomiques et histologiques sur les Oligochetes, specialment sur leur systeme musculaire.
Rev.Suisse Zool. 9, 1-41.

BORNEBUSCH, C.H. (1932): Das Tierleben der Waldböden.
Forstwiss.Cbl. 54, 253-266.

BRAUNS, A. (1968): Praktische Bodenbiologie.
Stuttgart: G. Fischer.

BRETSCHER, K. (1896): Die Oligochaeten von Zürich in systematischer und biologischer Hinsicht. Rev.Suisse Zool. 3, 499-532.

BRETSCHER, K. (1904): Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz. Biol.Cbl. 24, 501-513.

BÜLOW, Th.v. (1957): Systematisch-autökologische Studien an eulitoralen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. Kieler Meersforsch. 13, 69-116.

CERNOSVITOV, L. (1928): Die Oligochaetenfauna der Karpaten. Zool.Jb.System. 55, 1-28.

CERNOSVITOV, L. (1937): System der Enchytraeiden. Bull.Ass.Russe.Rech.Sci.Prag 5, 263-295.

CERNOSVITOV, L. (1945): Oligochaeta from Windermere and the Lake District. Proc.Zool.Soc.London 114, 523-548.

CHRISTENSEN, B. (1956): Studies on Enchytraeidae. 6. Technique for culturing Enchytraeidae, with notes on cocoon types. Oikos 7, 302-307.

CHRISTENSEN, B. (1961): Studies on cyto-taxonomy and reproduction in the Enchytraeidae. With notes on parthenogenesis and polyploidy in the animal kingdom. Hereditas 47, 387-450.

COGNETTI, L. (1899): Descrizione dell'Anachaeta camerani. Boll.Mus.Turin 14, 1-4.

DEUSE-ZIMMERMANN, R. (1960): Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion bei Enchytraeidae, Tubificidae und Naididae. Z.Zellforsch. 52, 801-816.

DOUGHERTY, E.C., J.FERRAL, B. BRODY und M.L. GOTTHOLD (1963): A growth anomaly and lysis with production of viruslike particles in an axenically reared microannelid. Nature (Lond.) 198, 973-975.

DUNGER, W. (1964): Tiere im Boden. Stuttgart: Franckh.

EDWARDS, C.A. (1967): Relationships between weights, volumes and numbers of soil animals, in: GRAFF/SATCHELL: Progress in soil biology, Braunschweig: Vieweg 585-591.

FREUDWEILER, H. (1905): Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochäten. Jen.Z.Naturwiss. 40, 383-422.

GOODMAN, D. und W.B. PARRISH (1971): Ultrastructure of the epidermis in the ice worm, Mesenchytraeus solifugus. J.Morph. 135, 71-86.

GUNST, J.H. de (1965): Enchytraeidae of the Netherlands (Annelida; Oligochaeta).
Beaufortia (Amst.) 13, 5-12.

HESS, R.T. (1970): The fine structure of coelomocytes in the annelid Enchytraeus fragmentosus.
J.Morph. 132, 335-352.

HESSE, R. (1894): Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeidae.
Z.wiss.Zool. 57, 1-18.

HESSE, R. (1884): Über die Septaldrüsen der Oligochaeten.
Zool.Anz. 17, 317-321.

HRABE, S. (1934): Das Mundorgan von Enchytraeus albidus, Achaeta bohemica und einiger anderer Enchytraeiden.
Zool.Anz. 106, 245-251.

ISSEL, R. (1905): Oligocheti inferiori della fauna italiana. I. Enchytreidi di Val Pellice.
Zool.Jb.System. 22, 451-476.

IVLEVA, I.V. (1953): Growth and reproduction of the potworm (Enchytraeus albidus).
Zool.Zhurn. 32, 394-404.

JEGEN, G. (1920): Zur Biologie und Anatomie einiger Enchytraeiden.
Vjschr.naturforsch.Ges.Zürich 65, 100-208.

KAESTNER, A. (1965): Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose. Stuttgart: G. Fischer.

KÜHNELT, W. (1961): Soil biology with special reference to the animal kingdom. London: Faber und Faber.

MACFADYEN, A. (1963): Animal ecology, aims and methods, 2. Aufl., London: Pitman.

MÖLLER, F. (1967): Populationsdichte und Biomasse einer Enchytraeiden-Population während zweier Vermehrungsphasen, in: GRAFF/SATCHELL: Progress in soil biology. Braunschweig: Vieweg. p. 601-610.

MOSZYNSKI,A. und M. MOSZYNSKA (1957): Skaposzczety (Oligochaeta) polski i niektorych krajow sasiednich. Poz.Towar.Przyy.Nauk. Tom 18/6, Posen.

MÜLLER, G. (1965): Bodenbiologie, Jena: G. Fischer.

NIELSEN, C.O. (1952/53): Studies on Enchytraeidae. I. A technique for extracting Enchytraeidae from soil samples. Oikos 4, 187-196.

NIELSEN, C.O. (1954): Studies on Enchytraeidae. 3. The microdistribution of Enchytraeidae. Oikos 5, 167-178.

NIELSEN, C.O. (1955): Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies.
Natura Jutl. 4, 1-58.

NIELSEN, C.O. (1955): Studies on Enchytraeidae. 5. Factors causing seasonal fluctuations in numbers.
Oikos 6, 153-169.

NIELSEN, C.O. (1961): Respiratory metabolism of some populations of Enchytraeid worms and free-living nematodes.
Oikos 12, 17-35.

NIELSEN, C.O. (1962): Carbohydrases in soil and litter invertebrates.
Oikos 13, 200-215.

NIELSEN, C.O. und B. CHRISTENSEN (1959): Studies in Enchytraeidae. 7. The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species.
Natura Jutl. 8/9, 1-160.

NIELSEN, C.O. und B.CHRISTENSEN (1961): The Enchytraeidae.
Natura Jutl. 10, Suppl. 1, 1-23.

NIELSEN, C.O. und B. CHRISTENSEN (1963): The Enchytraeidae.
Natura Jutl. 10, Suppl. 2, 1-19.

NURMINEN, M. (1967): Ecology of enchytraeids (Oligochaeta) in Finnish coniferous forest soil.
Ann.Zool.Fen. 4, 147-157.

O'CONNOR, F.B. (1955): Extraction of Enchytraeid worms from a coniferous forest soil.
Nature (Lond.) 175, 815-817.

O'CONNOR, F.B. (1957): An ecological study of the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil.
Oikos 8, 161-199.

O'CONNOR, F.B. (1958): Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil.
Oikos 9, 271-281.

O'CONNOR, F.B. (1962): The extraction of Enchytraeidae from soil, in: MURPHY: Progress in soil zoology. London: Butterworths. p.279-285.

O'CONNOR, F.B. (1963): Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales, in: DOEKSEN/ van der DRIFT: Soil organisms. Amsterdam: North-Holland. p.32-48.

O'CONNOR, F.B. (1967): The Enchytraeidae, in: BURGES/ RAW: Soil biology, 213-257. London: Academic Press.

O'CONNOR, F.B. (1971): The Enchytraeids, in: Phillipson: Quantitative soil ecology, p.83-106, Oxford:Blackwell.

OMODEO, P. (1955): Cariologia dei Lumbricidae. II. Contributio.
Cariologia 8, 135-178.

PEACHEY, J.E. (1962): A comparison of two techniques for extracting Enchytraeidae from moorland soils, in: MURPHY: Progress in soil zoology. p. 286-293.

PEACHEY, J.E. (1963): Studies on the Enchytraeidae (Oligochaeta) of moorland soils.
Pedobiol. 2, 81-95.

REYNOLDSON, T.B. (1939): On the life-history and ecology of Lumbricillus lineatus Müll. (Oligochaeta)
Ann.appl.Biol. 26, 782-789.

REYNOLDSON, T.B. (1943): A comparative account of the life cycles of Lumbricillus lineatus Müll. and Enchytraeus albidus Henle in relation to temperature.
Ann.appl.Biol. 30, 60-66.

SCHALLER, F. (1962): Die Unterwelt des Tierreiches.
Berlin: Springer.

SCHMIDEGG, E. (1938): Die Enchytraeiden des Hochgebirges der Nordtiroler Kalkalpen.
Ber.Naturw.-med.Ver.Innsbruck 46, 1-45.

SCHNEIDER, G. (1896): Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten.
Z.wiss.Zool. 61

SCHWABE, G.H. (1963): Blaualgen der phototrophen Grenzschicht. Blaualgen und Lebensraum VII. Pedobiologia 2, 132-152.

SCHWENKE, W., W.BÄUMLER, H.KOSCHEL, M. MATSCHEK und M.W. ROOMI (1970): Über die Verteilung, Biologie und Ökologie von Enchytraeiden, Lumbriciden, Oribatiden und Collembolen im Boden schädlingsdisponierter und nicht disponierter Nadelwälder. Anz.Schädkd.Pfl.schutz 43, 33-41.

SOUTHERN, R. (1909): Contributions towards a monograph of the British and Irish oligochaeta. Proc.R.Irish Acad. 27, 119-182.

SPRINGETT, J.A. (1963): The distribution of three species of Enchytraeidae in different soils. in: DOEKSEN/ van der DRIFT: Soil organisms, p.414-419. Amsterdam: North-Holland.

SPRINGETT, J.A. (1964): A method for culturing Enchytraeidae. Oikos 15, 175-177.

SPRINGETT, J.A., J.E.BRITTAIN und B.P.SPRINGETT (1970): Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. Oikos 21, 16-21.

STEPHENSON, J. (1930): The Oligochaeta. Oxford: Clarendon.

STINA, E.A. (1969): Über die Verbreitung und ökologische Bedeutung der Algen in Ackerböden. Pedobiologia 9, 226-242.

STOLTE, H.A. (1933-1969): Oligochaeta, in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Vierter Bd., III.Abt., Annelides, 3. Buch, 1 mit 8 Lfg. p. 1-1453.

UDE, H. (1892): Würmer der Provinz Hannover. I. 40./41. Jahresber.Naturhist.Ges.Hannover p.63-98.

VEJDOVSKY, F. (1877): Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden. Sitzgber.K.Böhm.Ges.Wiss.Prag, p.294-304. (1976)

VEJDOVSKY, F. (1879): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchytraeiden. Prag: Tempsky.

VEJDOVSKY, F. (1884): System und Morphologie der Oligochaeten. Prag: Rivnac.

WADSWORTH, R.M.(ed.) (1968): The measurement of environmental factors in terrestrial ecology. Oxford: Blackwell.

WALLWORK, J.A. (1970): Ecology of soil animals. London: MacGraw-Hill.

WILCKE, D.E. (1967): Oligochaeta, in: BROHMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. 1.Bd., Lfg. 7 a, p.1-161.

ZACHARIAE, G. (1964): Welche Bedeutung haben Enchytraeen im Waldboden? in: JONGERIUS: Soil micromorphology, p.57-67. Amsterdam: Elsevier.

Lebenslauf

Am 3. Mai 1940 wurde ich in Freiwaldau-Gräfenberg als Sohn des Studienprofessors Erich Matschek und seiner Ehefrau Erna, geb. Heinelt, geboren.
Nach der Grundschule trat ich 1951 in die Maria-Theresia-Oberrealschule in München ein und legte 1960 an dieser Schule die Reifeprüfung ab.
Anschließend leistete ich vor Beginn des Studiums der Forstwissenschaften eine halbjährige praktische Vorlehre ab und inskribierte im Sommersemester 1961 für die Fachrichtung Forstwissenschaften an der Universität München. Ab Wintersemester 1961/62 begann ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München das Studium der Fächer Zoologie, Botanik, Chemie, Geographie und Pädagogik, das ich in den Jahren 1966 und 1967 mit der wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien abschloß.
Nach Rückkehr an die Forstliche Fakultät der Universität München begann ich 1968 unter der Leitung von Professor Dr.W.Schwenke am Institut für angewandte Zoologie mit meiner Promotionsarbeit. Seit 1969 bin ich wissenschaftlicher Assistent. 1970 habe ich geheiratet.